

ZEITSCHRIFT FÜR INDUKTIVE ABSTAMMUNGS- UND VERERBUNGSLEHRE

HERAUSGEGEBEN UND GELEITET

VON

**CH. AUERBACH · H. BAUER · E. HADORN · A. KÜHN
G. MELCHERS · F. OEHLKERS · K. PÄTAU · H. STUBBE**

86. BAND 4. HEFT

MIT 31 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 28. FEBRUAR 1955)



**BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
SPRINGER-VERLAG**

1955

Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre.

Begründet 1908. Herausgegeben von C. Correns, V. Haecker, G. Steinmann, R. v. Wettstein, Erwin Baur u. a. Band 1—81 (1944) Berlin, Gebr. Bornträger, ab Band 82 (1948) Berlin, Springer.

Die „Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre“ erscheint nach Maßgabe des eingehenden Materials zwanglos in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Manuskripte sind unter Berücksichtigung der besonderen Arbeitsrichtung an einen der nachstehenden Herausgeber zu senden:

Dr. Charlotte Auerbach, Institute of Animal Genetics, Kings Buildings, West Mains Road, Edinburgh/Schottland,

Professor Dr. Hans Bauer, Wilhelmshaven, Max-Planck-Institut für Meeresbiologie, Anton-Dohrn-Weg,

Professor Dr. Ernst Hadorn, Zürich (Schweiz), Zoologisches Institut der Universität, Künstlergasse 16,

Professor Dr. Alfred Kühn, Max-Planck-Institut für Biologie, Tübingen, Spemannstraße 34,

Professor Dr. Georg Melchers, Tübingen, Max-Planck-Institut für Biologie, Corrensstraße 41,

Professor Dr. Friedrich Oehlkers, Freiburg i. Br., Botanisches Institut, Schänzlestraße 9—11,

Professor Dr. Klaus Patau, Department of Botany, Biology Building, University of Wisconsin, Madison 6 Wis. USA.,

Professor Dr. Hans Stubbe, Gatersleben (Bezirk Halle), Institut für Kulturpflanzenforschung.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht. Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Bei den Arbeiten aus Instituten, Kliniken usw. ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Von jeder Arbeit werden 75 Sonderabdrucke unentgeltlich geliefert.

Dissertationen und Habilitationsschriften werden als solche nicht in die Zeitschrift aufgenommen. Ist eine in die Zeitschrift aufgenommene Arbeit als Dissertation oder Habilitationsschrift von einer Fakultät angenommen, darf dies durch eine Fußnote vermerkt werden. Mit allen für eine Dissertations- oder Habilitationsschrift notwendigen Sonderausstattungen (besonderer Titel, Lebenslauf usw.) befaßt sich der Verlag grundsätzlich nicht, er stellt jedoch den Doktoranden bzw. Dozenten den Satz zur Verfügung zwecks Anfertigung der Dissertations- bzw. Habilitationsexemplare.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz für Originalabhandlungen und kleinere Mitteilungen von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen.

Alle Korrekturen sind an

Professor Dr. Georg Melchers, (14b) Tübingen, Max-Planck-Institut für Biologie, Corrensstraße 41,

alle die Zeitschrift betreffenden geschäftlichen Mitteilungen an den Springer-Verlag, (17a) Heidelberg, Neuenheimer Landstraße 24, zu senden.

Die geschäftsführenden Herausgeber:

G. Melchers

H. Stubbe

Berlin W 35

Reichpietschufer 20

Fernsprecher: 249251

Institute of Genetics of the State University Utrecht, Netherlands.

THE EFFECT OF PRETREATMENT WITH CYANIDE AND AZIDE ON THE RATE OF X-RAY INDUCED MUTATIONS IN *DROSOPHILA*.

By

F. H. SOBELS.

With 1 figure in the text.

(Eingegangen am 15. November 1954.)

Previous experiments showed that when hydrogen peroxide is brought into contact with the interior of an adult *Drosophila* it is decomposed immediately, which suggested a high catalase activity (SOBELS 1954). In view of the rôle played by hydrogen peroxide and oxygen in the production of X-ray induced mutations it therefore seemed of interest to study the influence of a pretreatment with catalase-inhibiting substances on the X-ray induced mutation rate; the results with cyanide and azide will be reported here.

Material and methods.

The cyanide solution was made up to contain 0.008 Mols/litre (or 0.006 Mols per litre) potassium cyanide in four parts of a 0.7% sodium chloride solution and one part Sørensen solution adjusted to a p_H of 7.4. The azide solution of 0.003 Mols/litre sodium azide was made with 0.7% sodium chloride in distilled water. 0.17 mm³ of either solution was injected into the abdominal cavity of 1–3 day old Oregon-K males. After the cyanide injection the flies get into a coma which may last over several hours. On azide the flies react immediately with strong muscle contractions and wing vibrations, then a long-lasting coma sets in. To reduce the time interval between pretreatment and irradiation the flies were injected in separate batches which were placed under the X-ray apparatus immediately afterwards. X-radiation was administered by means of a General Electric, Maximar 100 model of the dermatology clinic of the Utrecht university. It was run at 100 kV and 5 mA, at a dose rate of 218 r/minute, with 1 mm Al filtration (HVL = 1.3 mm Al). Doses ranged from 980–2400 r units. Pretreated and control flies were irradiated separately, but variations in the dosage delivered did not exceed more than two to three per cent. The offspring of the treated males were tested for sex-linked lethals by the Muller-5 technique. The spontaneous mutation rate in the Oregon-K stock only rarely exceeds 0.3%. The sensitivity pattern in the testis of the treated males was studied according to the method of AUERBACH (1952), by mating them individually to three fresh virgin females at time intervals of three days, the first matings being started one day after treatment. The successive broods arising in this way then represent successively younger germ cells at the time of treatment.

Results.

The results are summarized in the accompanying table and figure. First it may be observed that, unlike in *Neurospora* (cf. WAGNER et al. 1950), in

Drosophila cyanide has no mutagenic activity in itself. The same is true for azide which according to Wyss et al. (1948) is able to produce mutations in bacteria.

There is, however, a significant increase of the mutation rate after pretreatment with cyanide or azide as compared to that of X-rays only. Experiments CN-R 8 and A-R2,3 suggest that the increase of the mutation rate due to the pretreatment predominantly falls in the second brood. This seems of particular interest in connection with the observations of AUERBACH (1954) who showed that this stage of germ cell development, corresponding to spermiogenesis,

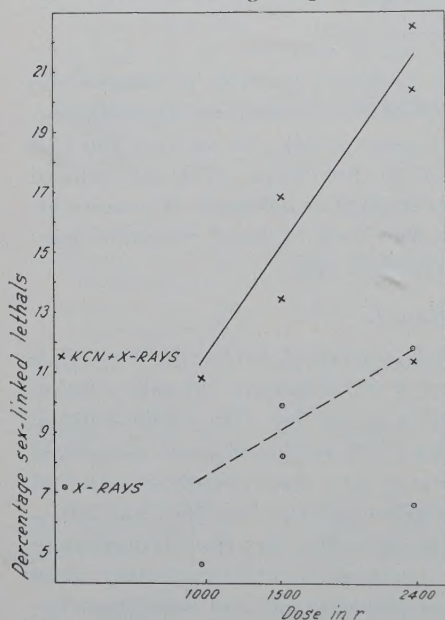


Fig. 1. The effect of pretreatment with potassium cyanide on the X-ray induced mutation rate in the second brood (4-7 days after treatment) in *Drosophila*.

is most sensitive to the mutagenic action of X-rays. Unfortunately later broods could not be raised in the other experiments. But comparisons of CN-R 7 with R 7 and of CN-R 9 and CN-R 10 with R 14 likewise show that the young germ cells which formed mature sperm 4-7 days after treatment responded more significantly to the pretreatment than mature sperm. In Expt. CN-R 10 sterility was so high in the third brood that a proper mutation test was no longer possible. According to AUERBACH excessive sterility and lowered sensitivity are both characteristic for the early meiotic stages sampled in the third brood. Therefore this observation may also support the assumption that the sensitive stage responds preferentially to the pretreatment.

The different results in the two other groups of experiments (CN-R 5 versus R 4, and CN-R 6 versus R 6) can then possibly be explained by assuming that

the pretreatment has caused a shift in the rate of sperm utilisation. In Expt. CN-R 5 one may assume that sensitive stages are already mixed among the first brood and are responsible for the strong response to cyanide. There is a certain confirmation in the observation that sterility was very high in the second brood of this experiment, whereas, compared to Expts. CN-R 9 and CN-R 10 the mutation rate was relatively low. Such a brood pattern shows a close resemblance to that of *Cy/L* females in the work of AUERBACH, which was interpreted by assuming a speeding-up of the rate of sperm release, so that treated spermatocytes were already utilized in the second brood. In Expt. CN-R 6 the pretreatment might have brought sensitive stages among the spermatozoa used in the second brood, whereas the sensitive stages probably have not yet been reached in the second brood of Expt. R 6. Consequently it is possible that among stages of comparable sensitivity the difference between pretreated and X-rayed groups would have been less pronounced as recorded here.

Table 1. *The frequency of sex-linked lethals in successive broods from males which had been injected with solutions of cyanide or azide prior to X-radiation, as compared with that from males which were X-rayed or injected only.*

Experiment	Pretreatment concentration Mols/litre	Dose in r	Interval injection- radiation in minutes	Sex-linked lethals — Days after treatment									
				1-4		4-7		7-10		10-13		n	% leth.
				n	% leth.	χ^2	P	n	% leth.	n	% leth.		
Controls	KCN 0.008	—	—	1026	0.4	—	—	—	—	—	—	—	—
R 9	—	1525	—	414	5.6	—	—	—	—	—	—	—	—
CN-R 8	KCN 0.008	1525	12 ± 11	334	6.9	—	—	—	—	—	—	—	—
R 7	—	1525	—	333	4.8	—	—	—	—	—	—	—	—
CN-R 7	KCN 0.008	1525	26 ± 13	524	7.5	—	—	—	—	—	—	—	—
R 14	—	2400	—	380	7.6	—	—	—	—	—	—	—	—
CN-R 9	KCN 0.008	2400	13 ± 11	335	8.1	—	—	—	—	—	—	—	—
CN-R 10	KCN 0.006	2400	13 ± 11	191	12.6	3.7	<0.10	—	—	—	—	—	—
R 4 ¹	—	2400	—	413	7.3	—	—	—	—	—	—	—	—
CN-R 5 ¹	KCN 0.008	2400	50 ± 30	383	15.7	14	<0.001	—	—	—	—	—	—
R 6	—	980	—	339	4.4	—	—	—	—	—	—	—	—
CN-R 6	KCN 0.008	980	28 ± 14	521	3.8	—	—	—	—	—	—	—	—
Controls	NaN ₃ 0.003	—	—	519	0.4	—	—	—	—	—	—	—	—
R 9	—	1525	—	414	5.6	—	—	—	—	—	—	—	—
A-R 2,3	NaN ₃ 0.003	1525	15 ± 12	448	7.4	—	—	—	—	—	—	—	—
												424	0.9
												310	1.9
												467	2.8

¹ Instead of three, two Muller-5 virgins were given per male; this may have altered the sensitivity pattern.

Discussion.

The data show that cyanide and azide exert an enhancing effect on the X-ray induced mutation rate and that most probably the sensitive stage (corresponding to spermiogenesis) responds preferentially to the pretreatment.

An interpretation of these results is open to various speculations, especially because the reports on the effects of pretreatment with cyanide or azide before X-radiation are contradictory. Both increases and decreases in radiosensitivity have been reported and have been interpreted in various ways.

Increased radiosensitivity after pretreatment with cyanide has been observed for tumour tissues by CRABTREE and CRAMER (1933), and HALL, HAMILTON and BRUES (1952), and for *Vicia* roots by MOTTRAM (1935). HALL et al. ascribe the effects of cyanide to its depressing action on the oxygen utilisation of the tissue fragments, which is supported by their finding that in pure nitrogen radiosensitivity is not affected by cyanide. In barley, treatment with 0.001 M and 0.0001 M potassium cyanide prior to X-radiation increases the mutation rate, whereas a concentration of 0.01 M causes a decrease of the mutation rate, D'AMATO and GUSTAFSSON (1948). As KING, SCHNEIDERMAN and SAX (1952) point out, the effect of higher concentrations may also have been caused by the relative high p_H of strong cyanide solutions which in itself also reduces the mutation rate. Another result obtained by the same workers is of interest in the present context. They found that the chromosome damage caused by a given dose of X-rays in microspores of *Tradescantia* was substantially increased when radiation was carried out in a gas mixture consisting of five atmospheres carbon monoxide and one atmosphere of air. GRAY (1954) obtained a similar effect in his studies on the radiosensitivity to Roentgen radiation of *Vicia* roots when he raised the pressure of carbon monoxide to 50–60 atmospheres. KING et al. interpret their results by assuming that when the cytochromes are inhibited by carbon monoxide the flavoproteins act in greater measure than usual as terminal oxidases, thereby producing large amounts of hydrogen peroxide. They suppose that the hydrogen peroxide generated in this way sensitizes the chromosomes to irradiation. WYSS et al. (1948) similarly explain the mutagenic activity of azide on bacteria by assuming an increased peroxide production as a consequence of inhibition of the cytochrome system.

Cyanide, like carbon monoxide, affects the cytochromes; unlike carbon monoxide, it also inhibits catalase. Both these effects would favour the accumulation of hydrogen peroxide. In addition, the depressing action of cyanide on oxygen utilisation may raise the oxygen pressure in the tissues above normal during irradiation. This, as has been shown by various authors (THODAY and READ 1947, BAKER and SGOURAKIS 1950, GILES and RILEY 1950, HOLLAENDER et al. 1951) enhances the action of X-rays on the chromosomes, again possibly by means of an increased production of hydrogen peroxide. Altogether then, it seems a reasonable assumption that the sensitizing action of sodium azide and potassium cyanide observed in the present experiments is caused by increased amounts of hydrogen peroxide in the irradiated germ cells.

The observation that the increased radiosensitivity occurred mainly during the sensitive spermatid stage raises the interesting question whether high sensitivity to irradiation and preferential response to cyanide are related phenomena.

In histophagous infusoria BACQ, MUGARD and HERVE (1952) observed a close parallelism between resistance to X-rays and to cyanide, and they suggested that enzyme systems which are sensitive to Roentgen radiation could as well be sensitive to cyanide.

Of the various reports on the protective action of cyanide or azide against X-ray damage, only one deals with genetical affects. MIKAELSEN (1954) found that in *Tradescantia* rootcells which had been treated with 0.001 M NaCN γ -radiation induced 25% fewer chromosome aberrations than in similarly irradiated, but not pretreated controls. Whether this discrepant result is due to the different kind of radiation used or to some special metabolic situation in the treated tissue cannot be decided. That the sodium ion (in contrast to the potassium ion used in the present experiments) should be responsible for the difference is hardly likely in view of the present results with sodium azide. The other cases of protection against radiation by azide or cyanide refer to different types of radiation damage: depolymerization of nucleic acid *in vitro* (ALEXANDER, FOX and CONWAY 1952), growth inhibition of a bacterium (LASER 1954), and killing of mice (BACQ et al. 1950, 1951). BACQ tentatively explains his results by assuming that cyanide protects by forming temporary complexes with radiosensitive enzyme systems.

The author feels much indebted to Prof. Dr. C. L. RÜMKE for his keen interest in the work. Special thanks are due to Dr. CHARLOTTE AUERBACH for the stimulating contact throughout the work and for reading the manuscript. He feels very grateful to Prof. Dr. J. J. ZOON who made the X-ray apparatus of his department available for this work. The helpful advice in biophysical and biochemical matters received from Dr. R. BRAAMS and Dr. J. A. NIEMEIJER and the technical assistance of Miss V. VAN DEN HUL may also be acknowledged here.

Summary.

Drosophila males were injected with a 0.008 M solution of potassium cyanide prior to X-radiation with doses varying from 980–2400 r. Compared to the controls, which were only X-rayed, the frequency of sex-linked lethals after cyanide pretreatment was significantly increased in germ cells which formed mature sperm 4–7 days after treatment. A similar enhancing effect on the X-ray induced mutation rate was obtained by pretreatment with sodium azide. The results are tentatively ascribed to an increased production of hydrogen peroxide in the pretreated irradiated germ cells.

Zusammenfassung.

Vor einer Röntgenbestrahlung, deren Stärke von 980–2400 r variierte, wurden *Drosophila*-Männchen mit einer 0.008 Molar Kaliumzyanidlösung injiziert. Es stellte sich heraus, daß im Vergleich zu den Kontrollen, welche nur bestrahlt wurden, die Mutationsrate nach Zyanidvorbehandlung signifikant gesteigert war, und zwar in den jüngeren Geschlechtszellen, welche 4–7 Tage nach der Behandlung reife Spermatozoen gebildet hatten. Eine ähnliche Zunahme der von Röntgenstrahlen induzierten Mutationsrate konnte nach Vorbehandlung mit Natriumazid beobachtet werden. Als ein möglicher Grund für diese Beobachtungen wird ein erhöhter Gehalt an Wasserstoffsuperoxyd in den vorbehandelten, bestrahlten Zellen in Erwägung gezogen.

Literature cited.

- ALEXANDER, P., M. FOX and B. E. CONWAY: Mode of action of chemical agents protecting against ionising radiation. *Ann. Rep. Roy. Cancer Hosp.* **15** (1952). — AUERBACH, C.: Sensitivity of *Drosophila* germ cells to mutagens. *Heredity* (Lond.) **6**, Suppl., 247 (1952). — Sensitivity of the *Drosophila* testis to the mutagenic action of X-rays. *Z. Vererbungslehre* **86**, 113 (1954). — BACQ, Z. M., and A. HERVE: Protection of mice against a lethal dose of X-rays by cyanide, azide and malonitrile. *Brit. J. Radiol.* **24**, 617 (1951). — BACQ, Z. M., A. HERVE, J. LECOMTE and P. FISCHER: Cyanide protection against X-irradiation. *Science* (Lancaster, Pa.) **111**, 356 (1950). — BACQ, Z. M., H. MUGARD and A. HERVE: Actions des rayons Roentgen, du cyanure et de divers radioprotecteurs sur les infusoires. *Acta radiol.* (Stockh.) **38**, 489 (1952). — BAKER, W. K., and E. SGOURAKIS: The effect of oxygen concentration on the rate of X-ray induced mutations in *Drosophila*. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* **36**, 176 (1950). — CRABTREE, H. G., and W. CRAMER: The action of radium on cancer cells. II. Some factors determining the susceptibility of cancer cells to radium. *Proc. Roy. Soc. Lond., Ser. B* **113**, 238 (1933). — D'AMATO, F., and A. GUSTAFSSON: Studies on the experimental control of the mutation process. *Hereditas* (Lund) **242**, 181 (1948). — GILES, N. H., and H. P. RILEY: Studies on the mechanism of the oxygen effect on the radiosensitivity of *Tradescantia* chromosomes. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* **36**, 337 (1950). — GRAY, L. H.: Conditions which affect the biological damage resulting from exposure to ionizing radiation. *Acta radiol.* (Stockh.) **41**, 63 (1954). HALL, V., K. HAMILTON and A. M. BRUES: Clarification of differences in radiosensitivity of tumours irradiated *in vitro* and *in vivo* on the basis of the effect of oxygen on radio-sensitivity. *Cancer Res.* **12**, 268 (1952). — HOLLAENDER, A., W. K. BAKER and E. H. ANDERSON: Effect of oxygen tension and certain chemicals on the X-ray sensitivity of mutation production and survival. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* **16**, 315 (1951). — KING, E. D., H. A. SCHNEIDERMAN and K. SAX: The effects of carbon monoxide and oxygen on the frequency of X-ray induced chromosome aberrations in *Tradescantia*. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* **38**, 34 (1952). — LASER, H.: Influence of oxygen on radiation damage to microorganisms. Communication at the symposium of radiobiology of Liège, 1954. — MIKAELSEN, K.: Protective properties of cysteine, sodium hyposulfite, and sodium cyanide against radiation-induced chromosome aberrations. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* **40**, 171 (1954). — MOTTRAM, J. C.: Variations in the sensitivity of the cell to radiation in relation to mitosis. *Brit. J. Radiol.* **8**, 643 (1935). — SOBELS, F. H.: Mutation tests with a formaldehyde hydrogen peroxide mixture in *Drosophila*. *Amer. Naturalist* **88**, 109 (1954). — THODAY, J., and J. READ: Effect of oxygen on the frequency of chromosome aberrations produced by X-rays. *Nature* (Lond.) **160**, 608 (1947). — WAGNER, R. P., C. H. HADDOX, R. FUERST and W. S. STONE: The effect of irradiated medium, cyanide and peroxide on the mutation rate of *Neurospora*. *Genetics* **35**, 237 (1950). — WYSS, O., J. BENNET CLARK, F. HAAS and W. S. STONE: The rôle of peroxide in the biological effects of irradiated broth. *J. Bacter.* **56**, 51 (1948).

Dr. F. H. SOBELS, Genetisch Instituut van de Rijksuniversiteit, Stationsstraat 9, Utrecht (Holland).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Kiel.

ZUR ZYTOLOGIE VON BASTARDEN DES TYPUS DIPLOIDE ROSE \times PENTAPLOIDE CANINAE-ROSE.

Von

H. D. WULFF.

Mit 6 Textabbildungen.

(Eingegangen am 13. November 1954.)

I. Einleitung.

Die reziproken Bastarde zwischen diploiden Rosen und Rosen der Sect. Caninae sind zytologisch unter anderem deshalb von Interesse, weil sie verschiedene Chromosomenzahlen besitzen. Das hat seine Ursache in der bei den Caninae-Rosen auftretenden balanzierten Heterogamie, die ihrerseits durch die eigentümliche Synapsis und den unterschiedlichen Ablauf der Meiosis in der Mikro- und Makrosporogenese bedingt ist.

Gleichgültig, ob es sich um die tetra-, penta- oder hexaploiden Arten der Sect. Caninae handelt, führt die meiotische Chromosomenpaarung prinzipiell zur Bildung von 7 Gemini, wie TÄCKHOLM (1920, 1922) als erster an umfangreichem Material zeigte (vgl. aber auch schon ROSENBERG 1909). Je nach Polyploidiestufe liegen sodann neben diesen 7 Bivalenten 14, 21 oder 28 Chromosomen als Univalente vor. Während die Bivalenten eine normale Reduktion erfahren, werden die Univalenten bei der Mikrosporogenese eliminiert: alle Rosen der Sect. Caninae haben daher — unabhängig von ihrem Polyploidiegrad — grundsätzlich 7chromosomige fertile Pollenkörner. Bei der Makrosporogenese erfolgt dagegen meistens eine Aufnahme aller Univalenten in den mikropylaren Diadenkern und folglich ebenfalls in die mikropylare Makrospore, die sich zum Embryosack weiterentwickelt. Daher besitzen die Eizellen in ihren Kernen also jeweils alle Univalenten (14, 21 oder 28) und die halbe Anzahl der „geminibildenden“ Chromosomen (7). Ihre Chromosomenzahl ist um 7 niedriger als die somatische Zahl.

Es ist aus dem Gesagten ersichtlich, daß bei den Hybriden Caninae-Rose (Eikern mit 21, 28 oder 35 Chromosomen) \times diploide Rose (Spermakern mit 7 Chromosomen) die gleichen somatischen Chromosomenzahlen wie bei den Caninae-Müttern auftreten müssen ($2n = 28, 35$ oder 42). Trotz dieser Gleichheit in der Chromosomenzahl pflegt aber die Synapsis der Bastarde in der Regel anders zu sein als bei den Caninae-Arten: In den meisten bisher analysierten Beispielen traten nämlich in der Meiosis der Hybriden mehr als 7 Bivalente auf (vgl. die Zusammenstellung bei WULFF 1954a).

Für die Bastarde diploide Rose (Eikern mit 7 Chromosomen) \times Caninae-Rose beliebigen Polyploidiegrades (Spermakern mit 7 Chromosomen) ist dagegen Diploidie zu erwarten. Sehr eingehende zytologische Untersuchungen an Bastarden dieses Typs sind allerdings noch nicht publiziert worden, obgleich Kreuzungen bereits mehrfach mit Erfolg vorgenommen worden sind. Besonders umfangreiche experimentelle Daten haben RATSEK, FLORY und YARNELL (1940) und FAGERLIND (1944) erbracht. Doch beziehen sich diese hauptsächlich auf Hagebutten- und Nüßchenfrequenz; bei dem letztgenannten schwedischen Autor findet sich darüber hinaus auch vermerkt, ob Keimpflanzen erhalten wurden oder nicht.

Zytogenetische Angaben machte als erster HURST (1927, 1928) für 2 Pflanzen des Typs $2n$ -Rose \times $5n$ -Caninae. Für sie setzte er im Rahmen seiner Septett-Theorie folgende Formeln ein: 1. für den Bastard *R. rugosa* \times *rubiginosa* = CC \times ABBCD = BC und 2. für den Bastard *R. rugosa* \times *lutetiana* = CC \times AABDE = AC. Für beide Hybriden wäre also

entsprechend der in den Formeln zum Ausdruck kommenden Genomkonstitution totale Asynapsis anzunehmen (vgl. die Liste der Chromosomenzahlen bei v. RATHLEF 1937).

Es folgten sodann einige kurze Bemerkungen von HAASE-BESSELL (1939, S. 478) über die als Unterlage benutzte „SCHMIDTS Canina“, einen Bastard *R. rugosa* \times *canina*. Dieser diploide AC-Bastard war steril, weil „die *rugosa*-Chromosomen, mindestens der Gartenformen, Translokationen durchgemacht haben und sich darum mit dem A-Genom der *R. canina* in der Diakinese nicht mehr binden können. Dieses A-Genom und das *rugosa*-Genom verhalten sich als ‚strukturelle Hybride‘“.

Als genauere zytologische Daten stehen schließlich die stichwortartigen Angaben zur Verfügung, die FAGERLIND (1945b, S. 17) über den von ihm erzeugten Bastard *R. rugosa* \times *rubrifolia* niederschrieb: „Etwa 70% der Pflanzen total steril. Die Sterilität durch gestörte Archesporentwicklung bedingt . . . $2n$ -Zahl = 14 (wenigstens bei den bisher untersuchten Pflanzen). Meiose normal, mit 7 Gemini — auch bei den oben erwähnten sterilen Pflanzen, wenn sie gelegentlich Meiose aufweisen. Trotz normaler Meiose zahlreiche avitale Pollenkörner und Embryosäcke.“ Zu den oben zitierten, seinen Ergebnissen widersprechenden Angaben von HURST, dessen Septett-Theorie allerdings als widerlegt zu gelten hat, und von HAASE-BESSELL nahm FAGERLIND nicht Stellung.

Aus der Verbindung $4n$ -Rose mit normaler Meiosis (Eikern mit 14 Chromosomen) \times *Caninae*-Rose (Spermakern mit 7 Chromosomen) müßten triploide Nachkommen hervorgehen. Dafür und für Fälle höherer Polyploidie fehlen zytologische Beobachtungen noch völlig. Anzuführen sind in diesem Zusammenhang nur ein triploider Zufallssämling aus der Kreuzung *R. multiflora* \times (*R. canina* \times *coriifolia* var. *Freobeli*) (WULFF 1954d) und der von BLACKBURN und HARRISON (1924) analysierte natürliche Bastard *R. Wilsoni*. Dieser ist hexaploid ($2n = 42$) und wurde von den genannten Autoren als amphidiploide Form von *R. pimpinellifolia* ($2n = 28$) \times *R. tomentosa* var. *silvestris* ($2n = 35$) gedeutet, während WYLIE (1953) an Stelle der letzteren Art *R. canina* angab.

Abgesehen von der eben erwähnten triploiden Pflanze hatten eigene frühere Untersuchungen an dem abstammungsmäßig der Verbindung $2n$ -Rose \times $5n$ -*Caninae*-Rose entsprechenden Tripelbastard *R. multiflora* THUNB. \times (*R. canina* L. \times *R. coriifolia* FRIES var. *Freobeli* REHD.), auch als *R. multiflora* \times „327“ bezeichnet, für die Wurzelspitzen von 20 Individuen mit $2n = 14$ Chromosomen Diploidie ergeben (WULFF 1952). Die Meiosis von einigen dieser diploiden Hybriden wird zusammen mit der Mikrosporogenese im folgenden beschrieben werden.

II. Die Herkunft der untersuchten Pflanzen. Methodik.

Alle zur Untersuchung herangezogenen Pflanzen gingen aus der Bestäubung von *R. multiflora* mit Pollen des Bastards *R. canina* \times *coriifolia* var. *Freobeli* hervor. Für den als Pollenspender benutzten Bastard (= *R. hybr.* „327“) wurden Meiosis und Mikrosporogenese bereits ausführlich dargestellt (WULFF 1952). In der gleichen Veröffentlichung finden sich Angaben über die Herkunft und einige habituelle Besonderheiten der drei in den Tripelbastarden vereinigten Individuen.

Die Bestäubungen wurden im Sommer 1950 von dem inzwischen verstorbenen Rosenzüchter MATHIAS TANTAU sen. (Clashorn bei Bad Bramstedt in Holstein) ausgeführt. Über die Hagebutten- und Nüßchenfrequenz liegen bedauerlicherweise keine Angaben vor. Wie ich schon berichtete (WULFF 1952), liefen im Frühjahr 1951 etwa 45 Keimpflanzen auf, von denen 30 bis zum Herbst desselben Jahres überlebten. Nachdem von 20 dieser Pflanzen, die im Gewächshaus ausnahmslos gut gediehen, Wurzelspitzen fixiert worden waren, wurden alle 30 ins Freiland ausgepflanzt. Dort war ihre weitere Entwicklung sehr unterschiedlich. Einige begannen schon im Jahre 1952, andere erst 1953 zu blühen. Die Zahl der in Rispen stehenden Blüten war sehr variabel, zum Teil sehr gering. Infolgedessen war es nicht möglich, die Meiosis aller Pflanzen zu untersuchen. Auch im Freiland gingen im Verlaufe der Jahre 1952/54 noch 2 Pflanzen (Nr. 78 und 92) ein, so daß zur Zeit noch 28 vorhanden sind. Sie

waren bereits im Sommer 1951 von 71—100 laufend durchnummeriert worden; unter diesen Nummern sollen sie der Kürze halber auch im folgenden geführt werden.

Die Fixierung der Blütenknospen erfolgte nach CARNOY, nachdem die Kelch- und Blumenblätter abpräpariert und das untere Ende des Rezeptakulums abgeschnitten worden war. In üblicher Weise wurden die Knospen sodann in Paraffin überführt, 15 μ dick geschnitten und nach HEIDENHAIN gefärbt. Das gesamte Untersuchungsmaterial verdanke ich der Liebenswürdigkeit der Züchter MATHIAS TANTAU sen. (†) und MATHIAS TANTAU jun. Den cand. rer. nat. Frau H. GREEF und Frau I. HAKEN habe ich für Hilfeleistungen bei der Anfertigung von Präparaten und Zeichnungen sehr zu danken. Der Deutschen Forschungsgemeinschaft gebührt mein besonderer Dank für die Gewährung einer Sachbeihilfe.

III. Zur Morphologie und Vitalität der Hybriden.

Eine absolute Uniformität der erhaltenen Bastardindividuen wurde von vornherein nicht erwartet, da die *multiflora*-Mutter, ihrer Herkunft nach zu urteilen, vermutlich heterozygot und der Pollenspender, *R. hybr.* „327“, bekanntermaßen hybridogenen Ursprungs war (WULFF 1952).

Drei der Sämlinge (Nr. 72, 73 und 83) fielen nach Wuchsleistung und nach morphologischen Merkmalen (stark eingeschnittene Nebenblätter, Drüsen an den Kelchblättern und am Rezeptakulum) besonders stark aus dem allgemeinen Rahmen heraus. Für den Sämling Nr. 83 war das auf Grund seiner genomatischen Konstitution verständlich, denn im Gegensatz zu allen seinen bisher überprüften Schwesterpflanzen hatte er sich als triploid erwiesen (2 Genome von *R. multiflora*, 1 Genom von *R. hybr.* „327“). Über ihn wurde schon gesondert berichtet (WULFF 1954d).

Die Pflanzen Nr. 72 und 73 waren allen übrigen Sämlingen vor allem durch ein sehr rasches und vergleichsweise sehr üppiges Wachstum (Sproßlänge bis 200 cm) und sehr reichlichen Hagebuttenansatz überlegen. Der Züchter TANTAU sen. hielt es für möglich, daß diese beiden Individuen infolge Fehlschlagens der Kastrierung aus zufälligen Selbstbestäubungen entstanden wären, und betrachtete sie als reine *multiflora*-Individuen. Nicht einmal die Stachellosigkeit ihrer Triebe im Gegensatz zur *multiflora*-Mutterpflanze, die stark bewehrt war, vermag gegen diese Auffassung zu sprechen, denn unter Selbststagnachkommen besagter *multiflora*-Mutter aus dem Jahre 1950 fanden sich ebenfalls stachellose Exemplare. Auch in ihrem zytologischen Verhalten glichen die Pflanzen Nr. 72 und 73 reinen *multiflora*-Individuen (s. unten), so daß an der Richtigkeit der TANTAUSCHEN Deutung kein Zweifel sein kann. Ebenso wie die abgestorbenen Sämlinge Nr. 78 und 92 können in der folgenden Betrachtung also gleichfalls die Nummern 72, 73 und 83 außer acht gelassen werden.

Für die verbleibenden 25 Hybridpflanzen war ihre herabgesetzte Vitalität sehr charakteristisch. Sie äußerte sich beiden Eltern gegenüber in langsamerem Wachstum, reduzierter Sproßlänge, geringer Blütenproduktion und geschwächter Frostresistenz, wobei sich allerdings gewisse Verschiedenheiten unter den einzelnen Individuen bemerkbar machten, wie der in Tabelle 1 zusammengestellte Untersuchungsbefund vom 22. September 1953 zeigt. Wenn wir uns hier daran erinnern, daß die reziproken Kreuzungen zwischen *R. multiflora* und *R. hybr.* „327“ insbesondere Ziele der Unterlagenzüchtung verfolgten (WULFF 1952), so wären die Hybriden *R. multiflora* \times „327“ jedenfalls als Fehlschlag zu bezeichnen.

Von den in Tabelle 1 aufgeführten 25 Pflanzen blühten im Sommer 1954 nur 14. Das Ausbleiben der Blüten bei den restlichen 11 Pflanzen — so auch den Nummern 84 und 88, die in den Jahren 1952 und 1953 gut geblüht hatten — ist zum Teil sicherlich auf eine starke Schädigung durch den Frost im Frühjahr 1954 zurückzuführen, die im allgemeinen im Absterben aller vorjährigen Triebe bestand. Ohne größere Frostschäden waren nur die Sämlinge Nr. 77 und 99 geblieben. Zwei der Pflanzen (Nr. 85 und 97) brachten lediglich je 2 einzeln stehende Blüten.

Tabelle 1. Die am 22. 9. 53 überlebenden dreijährigen diploiden Hybriden *R. multiflora* × „327“.

Sämlings-Nr.	Befund
77	Noch gut belaubt; kräftige, bis 120 cm lange Triebe; geringer bis guter Ansatz von Hagebutten.
99	Schlecht im Laub; Trieblänge bis 120 cm.
79, 80	Gut belaubt; Triebe bis 60 cm lang.
81, 89	Blätter schon abgeworfen; Triebe kräftig, bis 60 cm lang; wenige Hagebutten.
76, 82, 90, 95, 97, 98	Schwachwüchsig; nur noch wenige Blätter an den Enden der 30 bis 60 cm langen Triebe.
71, 74, 75, 84, 85, 86, 87, 88, 91, 93, 94, 96, 100	Sehr schwachwüchsig; Laub schon abgeworfen; Trieblänge höchstens 60 cm, Triebe zum Teil abgestorben; vereinzelt Hagebutten.

(Kursiver Druck der Nummern besagt, daß die betreffenden 9 Pflanzen auf den Ablauf der Meiosis hin untersucht wurden.)

Nach freiem Abblühen beschränkte sich der Ansatz von Hagebutten im Sommer 1954 auf 6 der Hybridpflanzen (Kontrolle am 9. August 1954). In Form und Größe waren die Hagebutten ausgesprochen *multiflora*-ähnlich. Über die Zahl der Nüßchen in ihnen und deren Keimfähigkeit liegen noch keine Beobachtungen vor. Vor allem prägten sich auch in der Behaarung von Blütenstiel, Rezeptakulum und Kelchblättern *multiflora*-Merkmale aus. Einzelheiten gibt die Tabelle 2 wieder. Hinsichtlich der Fiederung der Kelchblätter waren die Bastarde immer, hinsichtlich der Blütenzahl je Rispe und der Blütengröße meistens intermediär (vgl. WULFF 1954d, Tabelle 1, für den Sämling Nr. 77).

Tabelle 2. Blütenmerkmale von *R. multiflora*, *R. hybr.* „327“ und ihren diploiden Hybriden.

Pflanze	Borsten- haare am Blütenstiel	Borsten- haare am Rezeptakulum	Borsten- haare an den Kelch- blättern	Drüsen- haare an den Kelch- blättern	Blüten- zahl je Rispe	Blüten- größe gegenüber <i>R. multi- flora</i>	Butten- anzahl 1954
<i>R. multiflora</i>	× × ×	× × ×	× × ×	× × ×	10—15	0	sehr viele
<i>R. hybr.</i> „327“	—	—	—	—	1(—3)	!!!	sehr viele
Nr. 77	× ×	×	× ×	—	2—9	!	viele
Nr. 80	× ×	×	× ×	—	1	!	keine
Nr. 81	× ×	×	× ×	—	1—4	!	zwei
Nr. 82	× ×	×	× ×	—	2—3	!	drei
Nr. 85	× ×	×	× ×	—	1	0	keine
Nr. 89	× ×	×	×	×	1—2	!	keine
Nr. 90	× ×	×	× ×	—	1	0	eine
Nr. 93	× ×	×	×	×	2—3	!	zwei
Nr. 94	× ×	×	×	—	1—6	!	keine
Nr. 95	× ×	×	×	×	2—6	!	keine
Nr. 97	× ×	×	×	×	1	0!	keine
Nr. 98	× ×	×	×	—	1(—2)	!	keine
Nr. 99	× ×	×	× ×	—	1—4	0!	drei
Nr. 100	× ×	×	×	—	1	0!	keine

Es bedeuten: × × × starke, × × mittlere, × schwache, — fehlende Behaarung; !!! sehr viel größer, ! etwas größer, 0 ebensogroß, 0! etwas kleiner. Kursivdruck der Nummern: die betreffenden Sämlinge wurden zytologisch untersucht.

Die Laubblätter waren bei beiden Eltern und allen diploiden Bastarden 5—9zählig gefiedert, dabei variierte die Form und Zähnelung der Fiederblättchen etwas. Im allgemeinen waren die Blätter ziemlich derb, doch zeichneten sich die Sämlinge Nr. 77 und 80 durch besonders zartes Laub aus. Sie litten als einzige bei einer Kontrolle am 25. Juni 1954 unter starkem Blattlausbefall. In der Form der Nebenblätter zeigte sich klare Dominanz des Pollenspenders *R. hybr.* „327“, während sie ihrer Größe nach als intermediär zu betrachten wären (WULFF 1954d, Abb. 1).

In Anbetracht der über die genetische Reinheit der Ausgangsform von *R. multiflora* bestehenden Unsicherheit und des Bastardcharakters der *R. hybr.* „327“ mögen diese kurzen Hinweise zur Morphologie genügen. Sie sind vor allem insofern von Bedeutung, als sie klar zeigen, daß sich bei solchen diploiden Bastarden Nichtcaninae- × Caninae-Rose, zu denen beide Eltern die gleiche Anzahl von Chromosomen beige-steuert haben, auch Merkmale der Nichtcaninae-Rosen durchaus zu manifestieren vermögen. Anders liegen die Verhältnisse ja im allgemeinen bei den Hybriden Caninae- × diploide Nichtcaninae-Rose, die infolge quantitativen Überwiegens der Caninae-Chromosomen meistens kaum Bastardnatur zeigen, sondern stark matroclin sind. So auch die Sämlinge *R. hybr.* „327“ × *multiflora*, bei denen von den hier behandelten Merkmalen nur ein schwacher Besatz der Kelchblätter mit Borstenhaaren auf *R. multiflora* als Nichtcaninae-Elter hinweist. Im übrigen wird über diese reziproken, pentaploiden (Abb. 1) Bastarde später noch zu berichten sein.

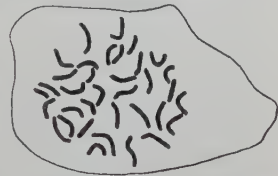


Abb. 1. Somatische Metaphase ($2n = 35$) des Bastards *R. hybr.* „327“ × *multiflora* *R.* Pflanze Nr. 1. — Vergr. 1800mal.

In dem physiologischen Merkmal der Samenruhe unterschieden sich die beiden reziproken Kombinationen deutlich. Die Nüßchen aus der Verbindung *R. multiflora* × „327“ keimten ausnahmslos im ersten Frühjahr (1951) nach den 1950 erfolgten Kreuzungen und verhielten sich somit wie *R. multiflora*-Früchte. Aus den Nüßchen der reziproken Kombination gingen dagegen erst im zweiten Jahr nach der Nüßchenreife (1952) 8 und im dritten Jahr (1953) ungefähr 50 Sämlinge hervor (Verhalten wie bei *R. hybr.* „327“). Die Keimung im ersten Jahr erwies sich damit als dominant gegenüber dem die Caninae-Rosen charakterisierenden Überliegen der Nüßchen, sobald Nichtcaninae- und Caninae-Genome je in Einzahl vorlagen.

Tabelle 3. Schließzellengröße (in $\frac{1}{1000}$ mm) von *R. hybr.* „327“, *R. multiflora* und ihren Bastarden.

Pflanze	Polyploidie-stufe	Stomataschließzellen	
		Länge	Breite
<i>R. hybr.</i> „327“	5n	$32,63 \pm 0,22$	$21,65 \pm 0,19$
<i>R. multiflora</i> × „327“—Nr. 83 . . .	3n	$26,11 \pm 0,13$	—
<i>R. multiflora</i> × „327“—Nr. 93 . . .	2n	$23,98 \pm 0,23$	$18,32 \pm 0,17$
<i>R. multiflora</i>	2n	$22,64 \pm 0,25$	$17,65 \pm 0,15$

In den Ausmaßen der Spaltöffnungen spiegelt sich eine Parallelität zu den Chromosomenzahlen der Eltern und Bastarde deutlich wider; in der Tabelle 3 wurde auch der triploide Sämling Nr. 83 (WULFF 1954d) berücksichtigt.

IV. Meiosis und Mikrosporogenese der diploiden Bastardindividuen *R. multiflora* × „327“.

Vor Besprechung der an den Hybriden gewonnenen zytologischen Ergebnisse sei zunächst noch auf das meiotische Verhalten der beiden Eltern aufmerksam gemacht. Für *R. multiflora* ermittelte TÄCKHOLM (1922) die somatische Chromosomenzahl mit $2n = 14$. Die Meiosis jedoch wurde, soweit ich sehe, erst von KIHARA (1944) und wenig später von FAGERLIND (1945a) untersucht. Der erstgenannte Autor gab in seiner japanisch geschriebenen Mitteilung eine Abbildung mit 7 Bivalenten und scheint andere Paarungsbilder nicht gesehen zu haben. Bei dem erwähnten schwedischen Forscher ist ausdrücklich zu lesen (S. 4): „Ihre Meiose, die normal verläuft, resultiert in der Ausbildung von normalen Sporen und Gametophyten.“ Das konnte, soweit es die Mikrosporogenese betrifft, an Hand von Präparaten aus den Jahren 1952 und 1953 sowohl für das bei den Bastardierungen als Samenträger benutzte Individuum von *R. multiflora* (Nr. 298), als auch für die beiden als Selbstungssämlinge angesprochenen Pflanzen Nr. 72 und 73 bestätigt werden. Wenn es nach ihrer Abstammung auch nicht auszuschließen war, daß die *R. multiflora*-Mutter in einigen Merkmalen heterozygot ist, so berührt das den Ablauf der Meiosis doch offensichtlich in keiner Weise.

Wie ich schon berichtete (WULFF 1954d), erzeugte die betreffende *multiflora*-Pflanze allerdings im Sommer 1954 nur 56,2% morphologisch guten Pollen, während v. RATHLEF (1937) in seiner Zusammenstellung die Pollenfertilität mit 80% angab. Dazu ist zu bedenken, daß die Pollenfertilität von Jahr zu Jahr, sowie bei remontierenden Rosen innerhalb der einzelnen Monate gewissen Schwankungen unterliegt (ERLANSO 1931a, FLORY 1950, MAMELI CALVINO 1950, WULFF 1951). Meine Schülerin Frau GREEF fand zudem gerade im Sommer 1954 bei mehreren Rosen und -bastarden gegenüber den Vorjahren herabgesetzte Werte für die Pollenfertilität. Das deutet darauf hin, daß hier offensichtlich Witterungseinflüsse vorgelegen haben, denn zur Zeit der Blütenentwicklung herrschte im Jahre 1954 (April bis Juni) in Schleswig-Holstein eine außergewöhnliche, extreme Trockenheit, die sich auf dem sandigen Standort der Pflanzen stark auswirkte. Nach Untersuchungen von STRAUB (1936) u. a. ist es sehr naheliegend, die gesteigerte Pollensterilität mit meiotischen Störungen (Synapsisminderung) in Beziehung zu setzen.

Für den pentaploiden Pollenspende *R. hybr.* „327“ (*R. canina* × *coriifolia* var. *Froebelii*) ist es bedeutungsvoll, daß er im Gegensatz zu manchen anderen Caninae-Bastarden eine typische Caninae-Synapsis zu $7_{II} + 21_I$ zeigte. Seine sehr geregelt ablaufende Mikrosporogenese schloß mit der Bildung von durchschnittlich 30,3% fertilen, 7chromosomigen Pollenkörnern ab (WULFF 1952). Wie für die Meiosis der interspezifischen Caninae-Bastarde überhaupt, war auch für *R. hybr.* „327“ zu fragen, zwischen welchen ihrer Chromosomen Bivalentbildung erfolgte und welche univalent verblieben. Die drei prinzipiellen Möglichkeiten wurden bereits früher herausgestellt (WULFF 1952): 1. Paarung zwischen einem „geminibildenden“ Genom der Mutter (*R. canina*) und dem Spermakerngenom des Vaters (*R. coriifolia* var. *Froebelii*), 2. Bivalentbildung zwischen einem „Univalentgenom“ der Eizelle und dem zugeführten Spermakerngenom und 3. Synthese zwischen dem „geminibildenden“ Genom und einem „Univalentgenom“ der Eizelle, während das hinzugetretene Spermakerngenom künftig univalent bliebe.

Unter Voraussetzung einer „normalen“ Konjugation zu $7_{II} + 21_I$, wie sie bei *R. hybr.* „327“ ja auftritt, müßten die oben unter 1. und 2. aufgeführten Möglichkeiten normale Rekombinationsvorgänge zwischen den beiden elterlichen Ge-

nomen in der Anaphase I des Bastards bedingen, der Fall 3. sie dagegen ausschließen. Wie im folgenden noch genauer zu schildern sein wird, fanden sich nun bei den diploiden Hybriden *R. multiflora* \times „327“ 4 verschiedene Typen der meiotischen Chromosomenkonjugation. Diese Mannigfaltigkeit kann meiner Ansicht nach nur auf der Tatsache beruhen, daß *R. hybr.* „327“ Spermakerne mit wechselnden Anzahlen von *canina*- bzw. *coriifolia* var. *Froebelii*-Chromosomen erzeugt, d. h. also, daß eine anaphatische Rekombination zwischen beiden Genomen stattfindet. Diese ihrerseits spricht nach dem Gesagten wieder zugunsten der oben als 1. und 2. erwähnten Paarungstypen, während der Fall 3., den FÄGERLIND (1945b) und BLACKHURST (1948) schon aus anderen Gesichtspunkten heraus ablehnten, damit erstmals experimentell widerlegt sein würde.

Im einzelnen lief die Mikrosporogenese der Bastardindividuen *R. multiflora* \times „327“ wie folgt ab:

1. Der Sämling Nr. 77.

Als einziger unter den 9 zytologisch untersuchten diploiden Bastarden zeigte der Sämling Nr. 77 eine *konstante Synapsis* zu 4 Bi- und 6 Univalenten (Abb. 2a), so daß in der Metaphase I regelmäßig 10 Einheiten in Erscheinung traten (Abb. 2b).

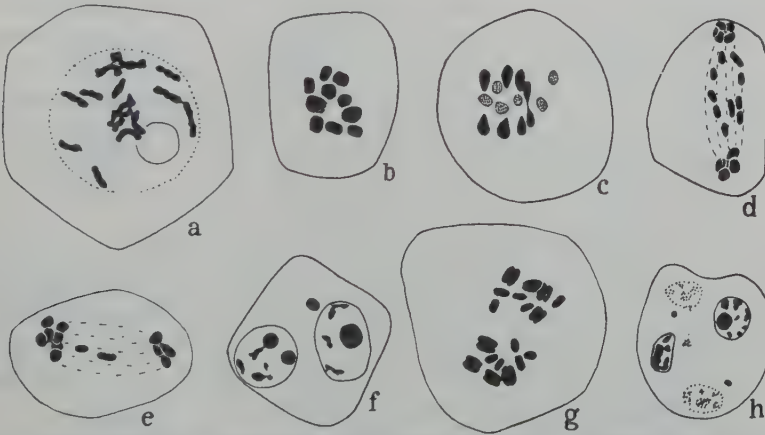


Abb. 2a—h. Sämtling Nr. 77 aus der Kreuzung *R. multiflora* \times „327“. a Diakinese und b Metaphase I, je mit 4II + 6I; c frühe Anaphase I mit 4 teils getrennten Bivalenten und 6 noch ungeteilten Univalenten; d mittlere und e späte Anaphase, die Univalenten geteilt und teils in die Kerne bereits aufgenommen; f Interkinese mit 2 Kernen und extranukleärem Chromatin; g frühe Metaphase II, die 4 Bivalenten in jeder Platte deutlich gespalten, die Univalenten noch ungespalten erscheinend; h Telophase mit 4 Kernen und extranukleärem Chromatin. — Vergr. 1800mal.

Während die Bivalenten sich trennten, rückten die Univalenten in der Anaphase I in die Äquatorialebene ein (Abb. 2c), wo sie auch sämtlich gespalten wurden, um dann mit Verzögerung gegenüber den Bivalentpartnern und untereinander verschieden schnell an die Pole zu wandern (Abb. 2d, e). Einzelne, nicht mehr in die sich bildenden beiden Interkinesekerne aufgenommene Univalent-spalthälften blieben zunächst in der Spindel liegen, wurden später aber unter Aufquellung peripher verschoben (Abb. 2f) und waren bis zur Metaphase II stets im Plasma gelöst worden.

Die Metaphasen II enthielten 5—9, meistens 7 Chromosomen. Der Unterschied zwischen den 4 ehemaligen Bivalentpartnern und den in variabler Anzahl

vorhandenen Univalentderivaten wurde sehr oft durch eine verspätete Spaltung der letzteren deutlich (Abb. 2g), die bei Rosen unter anderen bereits von TÄCKHOLM (1922), WULFF und HELDT (1953) und WULFF (1954a) beobachtet wurde. Auch in den Anaphasen II kam es oft noch zu einer Eliminierung von Chromosomenspalthälften, bei denen es sich vermutlich wieder um Abkömmlinge der früheren Univalenten handeln dürfte. Es wurden ausschließlich 4 Kerne je Pollenmutterzelle gebildet, deren Chromosomenzahlen zwischen 5 und 8, am häufigsten 6—7 betrug. Niemals wurden entsprechend der Bivalentzahl nur 4 Chromosomen in den Kernen der späten Anaphasen II gezählt. Zwischen den 4 Telophasekernen waren vielfach die in Degeneration begriffenen Reste nicht aufgenommener Univalentderivate zu sehen (Abb. 2h).

Die Zytokinese verlief außerordentlich regelmäßig. Die jungen Pollenkörner waren stets einkernig, zeigten anfangs keine Größenunterschiede und lagen in den Fächern sehr dicht gedrängt. Die Untersuchung erstreckte sich auf insgesamt 19 Blüten (1 aus dem Jahre 1952, 18 aus dem Jahre 1953).

Ogleich der Sämling Nr. 77 unter allen bisher überprüften diploiden Bastardindividuen gleicher Abstammung die am stärksten vom Normalen abweichende Synapsis aufwies, zeichnete er sich — neben reichlicher Blütenbildung und relativ kräftigem Wachstum — in den vergangenen 3 Jahren vor allem auch durch steten Buttenansatz aus. Das fiel im Herbst 1954 besonders auf, weil er im Gegensatz zu den anderen Sämlingen mit allenfalls 1—3 Butten je Pflanze (vgl. Tabelle 2) an jeder Rispe mindestens eine, oft sogar mehrere Hagebutten produziert hatte. Über den Inhalt dieser an Nüßchen und deren Keimfähigkeit liegen jedoch zur Zeit noch keine Beobachtungen vor. Auch wäre künftig zu ermitteln, ob Selbst- oder Fremdbestäubung zum Buttenansatz führt.

2. Die Sämlinge Nr. 81, 82, 84, 88, 89 und 95.

Bei den 6 hier zu besprechenden Pflanzen wurden in den Diakinesen *ausschließlich 5 Bi- und 4 Univalente* (Abb. 3a, 4a) und in den Metaphasen I demzufolge regelmäßig 9 Einheiten gezählt (Abb. 3b). Das Verhalten in der Anaphase I entsprach, abgesehen von dem anderen Verhältnis Bi : Univalenten, völlig dem für die Pflanze Nr. 77 schon geschilderten.

In der Metaphase II betrug die Chromosomenzahl 6—9, meistens 7—8 (Abb. 3g, 4b). Bei dem Sämling Nr. 84 (Tabelle 4) wurden ausnahmsweise 2 Platten mit 5 Chromosomen, also der Bivalentzahl(!), bei dem Sämling Nr. 81 eine Platte mit 10 Chromosomen beobachtet (Abb. 4d). Die ersteren dürften wohl zufällig durch totale Eliminierung, die letztere durch Unregelmäßigkeiten bei der Polwanderung der Univalentderivate zustande gekommen sein.

Tabelle 4. Zahl der Chromosomen in den Metaphasen II des Sämlings Nr. 84.

	Chromosomenzahl					Gesamt
	5	6	7	8	9	
Anzahl der Platten . . .	2 (3 %)	12 (17 %)	23 (34 %)	26 (37 %)	6 (9 %)	69

Wie die in der Tabelle 4 zusammengestellten Werte zeigen, unterblieb eine Eliminierung von Univalenten in den Anaphasen I etwa dreimal so oft, als daß ein völliger Verlust eintrat. Es war nicht selten, daß die beiden Platten einer in

Anaphase I oder Metaphase II befindlichen Pollenmutterzelle verschiedene Anzahlen von Chromosomen besaßen (Abb. 3g, 4b, d); gleiches gilt für die Anaphasen II, in deren Verlauf wieder eine Eliminierung von Chromatiden erfolgen konnte (Abb. 3h, i, k). Die Chromosomenzahlen in den jungen Tetradenkernen



Abb. 3a—l. *R. multiflora* × „327“, Pflanze Nr. 82. a Diakinese und b Metaphase I, je mit $5\text{II} + 4\text{I}$; c mittlere Anaphase I, je 5 Chromosomen an den Polen, die 4 Univalenten geteilt und noch in der Spindel liegend; d Tochterkern aus der späten Anaphase I mit 9 Chromosomen; e späte Anaphase I und f Interkinese mit je 2 Kernen und extranukleärem Chromatin; g Metaphase II, Platten mit 8 bzw. 9 Chromosomen; h und i Seitenansichten, j und k Polansichten der Anaphasen II mit verschiedenen Chromosomenzahlen der Tetradenkerne und peripherer Verschiebung extranukleärer Chromosomen (k); l vierkernige Tetrade mit extranukleärem Chromatin. — Vergr. 1800mal.

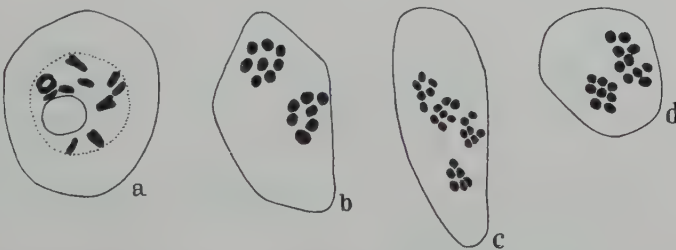


Abb. 4a—d. *R. multiflora* × „327“, a—c Pflanze Nr. 95, d Pflanze Nr. 81. a Diakinese mit $5\text{II} + 4\text{I}$; b Metaphase II mit 2 Platten von 7 bzw. 8 Chromosomen; c Anaphase II mit zwei 6- und zwei 7-chromosomigen Platten; d Metaphase II mit 8 bzw. 10 Chromosomen in den Platten — Vergr. 1800mal.

variieren zwischen 6 und 8 (Abb. 3j), Kerne mit den der Bivalentenzahl entsprechenden 5 Chromosomen wurden in diesem Stadium nicht gesehen. Nach dem für die Metaphase II Gesagten (Tabelle 4), dürften sie aber gelegentlich vorkommen. Die Telophasen (Abb. 3l) zeigten stets nur 4 Kerne, neben diesen eventuell in Degeneration befindliche Univalentderivate.

Von dem Sämling Nr. 81 lagen 48 Blüten aus dem Jahre 1953, von dem Sämling Nr. 82 insgesamt 34 Blüten (1952: 9, 1953: 25) vor. Für die übrigen

4 Pflanzen waren wesentlich weniger Blüten entsprechender Entwicklungsstadien vorhanden (Nr. 84, 88 und 95 je 2; Nr. 89 eine). Aber auch bei ihnen erfolgte innerhalb aller Antheren, die eine Entscheidung zuließen, die Synapsis ausschließlich zu $5_{II} + 4_I$.

3. Der Sämling Nr. 90.

Nur der Sämling Nr. 90, von dem 6 Blüten geeigneten Entwicklungsstadiums überprüft werden konnten, wies *konstant den Synapsistyp 6 Bi- und 2 Univalente* auf (Abb. 5a).

Der Ablauf der Meiosis glich prinzipiell dem der bisher besprochenen Pflanzen. Die Metaphasen II enthielten 6—8 (Abb. 5b), die Anaphasen II 6—7 Chromosomen. Eine Eliminierung von Chromatiden war in den Anaphasen I häufiger zu

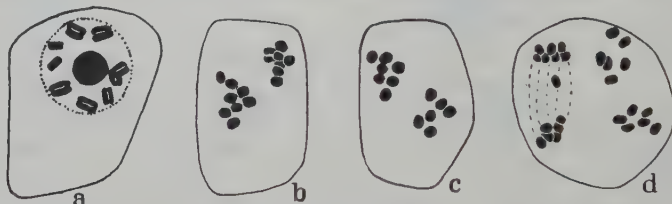


Abb. 5a—d. Sämling Nr. 90 aus der Kreuzung *R. multiflora* \times „327“. a Diakinese mit $6_{II} + 2_I$; b und c Metaphasen II mit 6-, 7- oder 8chromosomigen Platten; d Anaphasen II mit 6- bzw. 7chromosomigen Platten. — Vergr. 1800mal.

beobachten als in den Anaphasen II. Nur bei diesem Sämling hatte die überwiegende Menge der Tetradenkerne die den Bivalenten entsprechende Anzahl von Chromosomen, also 6 (Abb. 5c, d).

4. Der Sämling Nr. 93.

Im Gegensatz zu den bisher besprochenen Pflanzen zeigte der Sämling Nr. 93 *variable Synapsiskonfigurationen*. Nebeneinander kamen die Typen 7_{II} (Abb. 6a, c, f), $6_{II} + 2_I$ (Abb. 6d, e), $5_{II} + 4_I$ (Abb. 6g) und $4_{II} + 6_I$ (Abb. 6b) vor. Das „Nebeneinander“ ist dabei so zu verstehen, daß in demselben Pollenfach mehrere Typen in benachbarten Pollenmutterzellen aufzutreten pflegten, wobei die Synapsis zu 7_{II} allerdings am häufigsten war. Sie fand sich nach subjektiver Schätzung in rund 50% der Pollenmutterzellen, während die übrigen 3 Möglichkeiten je etwa in gleicher Häufigkeit (16%) vorkamen. In den späten Anaphasen I waren die ehemaligen Bivalentpartner häufig an einer sehr ausgeprägten Spaltung in die beiden Chromatiden zu erkennen, während die Univalentenderivate noch ungespalten erschienen (Abb. 6e, f).

Der Ablauf der Meiosis entsprach in allem dem bisher Gesagten, soweit er wegen des Vorkommens der Konjugation zu 7 Bivalenten nicht sogar völlig normal war. 6—8chromosomige Kerne überwogen in der Metaphase II (Abb. 6k) und Anaphase II (Abb. 6l, m). Die Zytokinese führte wie bisher ebenfalls sehr regelmäßig zur Bildung von Tetraden.

Bei der Pflanze Nr. 93 wurden 2 Unregelmäßigkeiten festgestellt, die bei den übrigen Sämlingen nicht beobachtet worden waren. In einem Fall (Abb. 6i) trat in der Anaphase I eine Brücke auf (vgl. GUSTAFSSON und HÅKANSSON 1942, WULFF 1954e). In einer anderen Pollenmutterzelle hatten sich die Univalenten im gleichen Stadium räumlich völlig von den Bivalenten abgesondert und sich

wahrscheinlich auch in dieser Lage geteilt (Abb. 6h). Es liegt also eine ähnliche Erscheinung vor, wie ich sie bei einem anderen Rosenbastard, *R. hybr.* „315“, ebenfalls in einer Pollenmutterzelle sah (WULFF 1954a).

Infolge des häufigen Vorkommens von 7 Bivalenten wäre zu erwarten gewesen, daß der Bastard Nr. 93 sich vor seinen Schwestersämlingen durch besonders reichlichen Hagebuttenansatz auszeichnete. Tatsächlich stand er jedoch weit hinter dem Sämling Nr. 77 (vgl. Tabelle 2) und dem triploiden Individuum Nr. 83 (WULFF 1954d) zurück und setzte z. B. 1954 nur 2 Butten an. Er erinnert an den von KIHARA (1944) untersuchten Hybriden *R. multiflora* \times *rugosa*, der trotz teil-

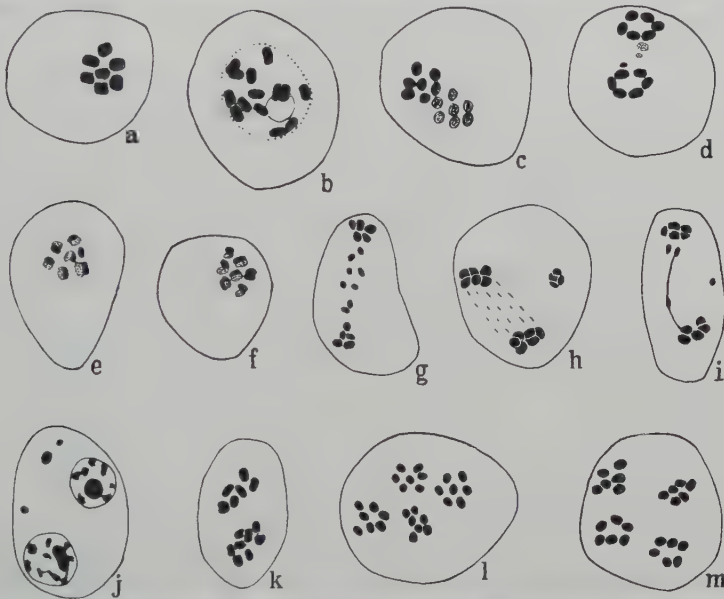


Abb. 6a—m. *R. multiflora* „327“, Sämling Nr. 93. a Metaphase I mit 7II; b Diakinese mit 4II + 6I; c Anaphase I mit 2 Platten von je 7 Chromosomen; d Anaphase I mit zwei 6chromosomigen Platten und in der Spindel liegenden Univalenten; e eine Platte der späten Anaphase I mit 6 gespaltenen Chromosomen (Bivalentpartner) und 1 ungespaltenen Chromosom (Univalentderivat); f eine Platte der späten Anaphase I mit 7 gespaltenen Chromosomen (Bivalentpartner); g Anaphase I, aus der Paarung 5II + 4I entwickelt; h Anaphase I mit seitlich verlagerten Univalenten; i Anaphase I mit Brücke und einem rechts abseits liegenden Fragment; j Interkinese mit extranukleärem Chromatin; k Metaphase II mit 6 bzw. 8 Chromosomen; l Anaphase II mit vier 7chromosomigen Gruppen; m Anaphase II mit vier 6chromosomigen Kernen. — Vergr. 1800mal.

weiser normaler Bivalentbildung völlig steril war, was der japanische Autor auf „physiological conditions affecting growth of the micro- and macrospores“ zurückführte. Etwas Ähnliches mag beim Sämling Nr. 93 vorliegen, der zu den ausgesprochen schwachwüchsigen Nachkommen aus der Kreuzung *R. multiflora* \times „327“ gehört (vgl. Tabelle 1).

5. Einige den diploiden Bastardsämlingen gemeinsame Merkmale der Mikrosporogenese.

Trotz der verschiedenen Synapsistypen zeigten die hier besprochenen Bastardindividuen *R. multiflora* \times „327“ manche weitgehenden Übereinstimmungen in der Mikrosporogenese. Bei keiner der untersuchten Pflanzen kam es beispielsweise zu prämeiotischen Störungen der Archesporentwicklung, wie FAGERLIND (1945 b)

sie für einen Teil der Nachkommen *R. rugosa* \times *rubrifolia* angab. Im Vergleich mit diesem Bastard, der konstant vollkommene Synapsis zu 7_{II} aufwies, war das Auftreten von Typen mit partieller Asynapsis für die Hybriden *R. multiflora* \times „327“ besonders bemerkenswert. Eine Erklärung dieses Verhaltens wird weiter unten versucht werden.

Bei unseren Bastardpflanzen fanden sich die Pollenmutterzellen eines Faches stets in demselben Entwicklungsstadium, sofern man die allgemein auftretenden, unerheblichen Unterschiede zwischen den beiden Enden der Fächer nicht berücksichtigt. Sonst pflegten bei Rosenbastarden (z. B. TÄCKHOLM 1922, WULFF 1951, 1954a, WULFF und HELDT 1953) die Pollenmutterzellen eines Faches häufig sehr weit divergierende Stadien der Entwicklung zu zeigen.

Multivalente wurden in keinem Fall beobachtet. Die Univalenten erfuhren stets in beiden Metaphasen eine Teilung und ihre Abkömmlinge konnten in beiden Anaphasen eliminiert werden. Gegenüber den Caninae-Arten machten sich jedoch zwei wichtige Abweichungen im Verhalten der Univalenten geltend. Erstens bildeten sie mit den Bivalenten zusammen nur selten, also wohl zufällig, eine gemeinsame Äquatorialplatte in der Metaphase I. Sie rückten im allgemeinen erst in die Äquatorialplatte ein, während die Bivalentpartner schon in den Anfängen der Polwanderung begriffen waren (Abb. 2c). Zweitens wurden in der Regel nicht alle Univalentderivate eliminiert, so daß die Chromosomenzahl der Tetradenkerne grundsätzlich nicht der Anzahl der Bivalenten entsprach. Nur bei dem Sämling Nr. 90 mit der Synapsis zu 6_{II} + 2_I konnte es — wohl wegen ihrer geringen Anzahl — oft zu einer völligen Eliminierung kommen.

Im Plasma zurückgebliebene Univalentderivate wurden stets sehr rasch gelöst, so daß weder in der Interkinese noch in der Telophase eine Entstehung zusätzlicher Kleinkerne möglich war. Die Zytokinese erfolgte daher außerordentlich regelmäßig unter Aufteilung der Pollenmutterzelle in 4 gleich große Mikrosporen. Soweit sie verfolgt werden konnte, verlief die weitere Entwicklung der jungen Pollenkörner anfangs trotz ihrer wohl überwiegend aberranten Chromosomenzahlen sehr normal. Sie wuchsen unter Exinebildung zunächst rasch heran. Sodann machte sich jedoch eine ähnliche Erscheinung geltend, wie sie schon für den triploiden Sämling Nr. 83 erwähnt wurde (WULFF 1954d). Bald nach der Exinebildung lagen die jungen Mikrosporen nämlich sehr dicht gedrängt in den Pollenfächern. Es entstand daraus der Eindruck, daß das Wachstum der äußeren Antherenschichten und das Wachstum der Pollenkörner nicht hinreichend aufeinander abgestimmt waren und daß erhebliche Mengen der letzteren infolge Ernährungsschwierigkeiten oder anderer physiologischen Ursachen (Genwirkungen?) degenerierten (KIHARA 1944, WULFF 1954d).

Es war im Laufe des Sommers 1954 unmöglich, genügende Mengen morphologisch guten Pollens zu erhalten, um gesicherte Vergleiche über die Pollenkorngröße und -fertilität anzustellen. In den geöffneten Blüten waren die Antheren in der Regel völlig geschrumpft, öffneten sich nicht spontan und entließen auch in Präparaten unter einem auf das Deckglas ausgeübten Druck keine oder nur sehr wenige Pollenkörner.

Alle Angaben über die meiotische Chromosomenkonjugation stützten sich auf Beobachtungen der Stadien vom Diplotän bis zur Metaphase I. Während dieses Zeitraumes blieben die Konfigurationen unverändert. Es kann aber nicht gesagt

werden, ob nicht etwa im Zygotän eine totale Initialpaarung stattgefunden und Desynapsis anschließend zu den aufgefundenen Synapsistypen geführt hatte. Die im folgenden zu diskutierende Frage nach dem Zustandekommen dieser Typen würde durch diese Alternative ohnehin im Prinzip nicht berührt. Denn es läuft — solange wir die einzelnen beteiligten Faktoren nicht genauestens kennen — erklärungs-mäßig auf dasselbe hinaus, ob bei den einzelnen Sämlingen von Anfang an verschiedene Paarungen eingegangen oder ob eventuell desynaptische Vorgänge jeweils im Augenblick des Vorliegens einer ganz bestimmten Konfiguration abgestoppt wurden. Hinweise dafür, daß bei den Rosen desynaptische Phänomene überhaupt vorkommen, finden sich bei ERLANSON (1929) und WULFF (1954c).

V. Zur Deutung der meiotischen Konjugation bei den Hybriden zwischen *R. multiflora*, *R. canina* und *R. coriifolia* var. *Froebelii*.

Nach den früher (WULFF 1952) und vorstehend geschilderten Beobachtungen liegen zur Zeit für Bastarde zwischen den Arten *R. canina*, *R. coriifolia* var. *Froebelii* und *R. multiflora* die folgenden Konjugationstypen vor:

1. *R. canina* \times *coriifolia* var. *Froebelii* (= *R. hybr.* „327“): $7_{II} + 21_I$,
2. *R. coriifolia* var. *Froebelii* \times *multiflora*: $7_{II} + 21_I$,
3. *R. multiflora* \times „327“, 3n-Sämling Nr. 83: $7_{II} + 7_I$ bis 7_{III} ,
4. *R. multiflora* \times „327“, diploide Sämlinge,
 - a) Sämling Nr. 93: 7_{II} bis $4_{II} + 6_I$,
 - b) Sämling Nr. 90: $6_{II} + 2_I$,
 - c) Sämlinge Nr. 81, 82, 84, 88, 89, 95: $5_{II} + 4_I$,
 - d) Sämling Nr. 77: $4_{II} + 6_I$.

Diese 7 Konfigurationen lassen so unterschiedliche Deutungen zu, daß es unmöglich ist, restlose Aufklärung über sie zu geben, ehe es nicht gelungen ist, auch die Hybriden *R. multiflora* \times *canina* und *R. multiflora* \times *coriifolia* var. *Froebelii* herzustellen und die Bindungsverhältnisse ihrer Chromosomen zum Vergleich mit heranzuziehen. Immerhin erlauben die bisherigen Ergebnisse einige Schlußfolgerungen allgemeiner Art, und sie geben einige Hinweise, welche Momente für eine endgültige Klärung der Synapsisverhältnisse zu berücksichtigen sein werden.

Als FAGERLIND (1945b) bei seinen Bastarden *R. rugosa* \times *rubiginosa* stets Paarung zu 7_{II} auffand, führte er weiter aus (S. 27), „daß diese Verhältnisse nicht nur für *rugosa* \times *rubiginosa* gelten, sondern vermutlich für den ganzen *canina*-Komplex“. Ferner äußerte er die Ansicht (S. 29), „daß sämtliche *Rosa*-Genome und auch die Genome bei den *Caninae* stark autogenomatisch sind“¹.

Den widersprechenden, in der Einleitung schon erwähnten Angaben von HURST und HAASE-BESSELL über vollständige Asynapsis bei *R. rugosa* \times *canina* bzw. *lutetiana* (AC) und *R. rugosa* \times *rubiginosa* (BC) kommt meiner Ansicht nach keine Beweiskraft zu. Es besteht vielmehr der Verdacht, daß beide genannten Autoren nur aus den Formulierungen nach der abzulehnenden Septett-Theorie auf Asynapsis geschlossen hatten. HURST kam es wohl in erster Linie auf die Morphologie dieser Bastarde an, und HAASE-BESSELL schien vor allem eine Begründung für die aus der Sterilität abgeleitete Paarungsfähigkeit der Genome geben zu wollen. Denn sie sprach von struktureller Hybridität nicht nur für *R. rugosa* \times *canina* (AC), sondern ebenfalls für AB-Hybriden (1939, S. 481).

¹ Im Original gesperrt.

Auf diploide Bastarde des Typs *R. rugosa* × Caninae-Rose mögen die Befunde FAGERLINDS an *R. rugosa* × *rubrifolia* wahrscheinlich zu verallgemeinern sein; daß sie jedoch grundsätzlich nicht auf alle Kombinationen diploide Rose × Caninae-Rose bzw. -Bastard übertragen werden dürfen, zeigt das Verhalten der Hybriden *R. multiflora* × „327“. Es zeichnet sich damit die Möglichkeit ab, daß nicht alle diploiden Rosengenome befähigt sind, die in den Caninae-Genomen verankerten asynaptischen Tendenzen (FAGERLIND 1945b, WULFF 1954b, c) zu kompensieren.

Ein unterschiedliches Verhalten der Genome der diploiden Rosenarten gegenüber dem Caninae-Genkomplex geht unter anderem daraus hervor, daß sie — in Bastarden Caninae-Rose × diploide Rose — die Asynapsis im Vergleich zur Caninae-Mutter verschieden stark „stören“ (WULFF 1954a). *R. multiflora* beeinflußt die typische Caninae-Konjugation gar nicht (*R. coriifolia* var. *Froebeli* × *multiflora* mit $7_{II} + 21_I$) oder relativ wenig (*R. rubiginosa* × *multiflora* mit durchschnittlich $1,5_{III} + 7,5_{II} + 15,5_I$ nach BLACKHURST 1948), *R. rugosa* dagegen wesentlich stärker (GUSTAFSSON 1944: *R. rubiginosa* × *rugosa* mit einem Mittel von $12,11_{II}$, also $10,78_I$). An der Anzahl der Univalenten gemessen, ergibt sich somit nach den beiden letzten Beispielen für das Haploidgenom von *R. multiflora* eine schwächere synaptische Tendenz gegenüber 4 *rubiginosa*-Genomen als für das Genom von *R. rugosa*.

Von größtem Interesse ist in diesem Zusammenhang der von KIHARA (1944) erzeugte Bastard *R. multiflora* × *rugosa*, der 1—7, meistens 5—7 Bivalente aufwies, zeigt er doch gleichfalls, daß den Genomen der beiden diploiden Arten offenbar irgendwelche Unterschiede zukommen. Welcher Art diese Unterschiede sind, können wir zur Zeit allerdings nur vermuten. Es sind denkbar: a) synapsismindernde Differenzen in der Chromosomenstruktur, b) Verschiedenheiten in der Konstitution der „meiosisregulierenden Genkomplexe“ oder c) beides zusammen.

Der „meiosisregulierende Genkomplex“ enthalte alle (nach Zahl, genauer Funktion und Lage bei den Rosen noch unbekannten) Gene, welche die meiotischen und postmeiotischen Abläufe in den Sporenmutterzellen steuern. Daß derartige Gene im Pflanzenreich ganz allgemein vorkommen dürften, betonte kürzlich WELZEL (1954) an Hand einer Literaturübersicht (vgl. auch TISCHLER 1953, S. 121f. und GAUL 1954). In historischer Betrachtung ergibt sich damit, daß die Forschung von rund 2 Jahrzehnten im wesentlichen das bestätigt oder erweitert hat, was BELLING schon 1933 (S. 98) folgendermaßen ausdrückte: „Synapsis, crossing-over, and separation of partners must (on the theory of the gene) be due to genes, which doubtless arose before Graptolites and Trilobites . . .“

Für eine Genabhängigkeit der Caninae-Meiosis und -Sporogenesen traten FAGERLIND (1940, 1944, 1945b) und BLACKHURST (1948) ein, nachdem schon ERLANSON (1933, S. 563) den Univalenten in der Caninae-Meiosis eine „genetic property of differential precocity“ zugeschrieben hatte. Ferner nahmen WULFF und HELDT (1953) wegen des überwiegenden Vorkommens von Gemini bei polyploiden Rosen und -bastarden mit normaler Meiosis eine Genkontrolle der Bivalentbildung an, und ich machte es wahrscheinlich (WULFF 1954b, c), daß der meiosisregulierende Genkomplex der Caninae mutativ aus dem der Nichtcaninae entstanden ist.

Aus seinen zytologischen Untersuchungen an Bastarden zwischen *R. rubiginosa* und einer Reihe von Rosen mit normaler Meiosis kam BLACKHURST außer für eine Gensteuerung der Caninae-Meiosis zu der Ansicht (1948, S. 514), „that in *Rosa* the various septets are quite similar“. Selbstverständlich dürfen aber Differenzen in der Chromosomenstruktur nicht außer acht gelassen werden, um so weniger, als sie für Rosen mit Sicherheit festgestellt wurden. „Reciprocal translocation appears

to occur rather frequently in diploid roses“ (ERLANSO 1933, S. 551), doch sind die ausgetauschten Segmente klein (unter $\frac{1}{5}$ der Chromosomenlänge) und behindern daher die Chiasmenbildung zwischen normalen Chromosomen und ihren strukturell veränderten Homologen relativ wenig oder, anders gesagt, *die bisher bekanntgewordenen Strukturumbauten reduzieren die starke Autogenomatie der Rosenchromosomen* (FAGERLIND 1945b) *nur geringfügig*. Selbst im Extremfall der *R. hybr. „Orléans“* hatten nach ERLANSO (1931b) lediglich 20% der Diakinesekerne einen Bindungsausfall zwischen 2 Chromosomen und, umgerechnet auf die insgesamt 560 beurteilten Chromosomen, waren 2,86% von ihnen univalent. Prinzipiell ähnlich liegen die Verhältnisse bei tetraploiden Strukturhybriden.

Zu fragen wäre nun aber, warum bei derartigen strukturellen Hybriden nicht die Kerne aller Pollenmutterzellen dieselbe Konfiguration aufweisen. Die Kleinheit der translozierten Segmente, die ihnen allen ja gemeinsam ist, kann schwerlich allein ausschlaggebend sein. WULFF und HELDT (1953) wiesen für sie schon auf die mögliche Bedeutung „äußerer Einflüsse“ als modifizierende Faktoren hin, wobei als „außen“ wohl alles das zu werten ist, was jenseits der meiosisregulierenden Gene und der Strukturumbauten selbst liegt.

Aus dem Vorkommen von 7 Tri- oder 7 Bivalenten in einem Teil der Pollenmutterzellen des Sämlings Nr. 83 bzw. des Bastards *R. multiflora* \times *rugosa* und des Sämlings Nr. 93 geht jedoch hervor, daß bei diesen Pflanzen eventuell vorhandene Unterschiede in der Chromosomenhomologie kein absolut synapsishemmendes Moment darstellen. Die abgestufte Asynapsis wird also auch bei diesen Nicht-Strukturhybriden höchstwahrscheinlich durch andere Faktoren mitbedingt. Für den triploiden Sämling Nr. 83 aus der Deszendenz *R. multiflora* \times „327“ führte ich bereits aus (WULFF 1954d), daß die *Variationen in der Chromosomenpaarung aus einer „schlecht ausbalancierten“ und modifizierenden Einflüssen daher leicht zugänglich erscheinenden Konstitution des hybridogen neu aufgebauten meiosisregulierenden Genkomplexes verstanden werden können*. Das mag für den Bastard *R. multiflora* \times *rugosa*, sowie vor allem für den diploiden Sämling Nr. 93 mit seiner zwischen 7_{II} und $4_{II} + 6_I$ wechselnden Konjugation ebenfalls zutreffen. Für seine Objekte vertrat GAUL (1954, S. 76f.) eine prinzipiell ähnliche Ansicht, als er aus seinen Erwägungen unter anderem schloß: „Die Asynapsis kann auf einem unharmonischen Zusammenwirken von stark unterschiedlichen Genen beruhen, die den gleichen Prozeß steuern.“

Wenn Caninae-Arten miteinander gekreuzt wurden, so stellten sich in der Mehrzahl der bis jetzt untersuchten Bastarde Konjugationsabweichungen gegenüber den reinen Arten ein. Wird beispielsweise *R. rubiginosa* als „Analysator“ gewählt, ergeben sich deutliche Unterschiede für die Genome von *R. canina* und *R. coriifolia* var. *Froebelii*. Die Hybriden *R. rubiginosa* \times *canina* haben nämlich im allgemeinen gegenüber *R. rubiginosa* eine herabgesetzte Syndese mit $4-7_{II} + 27-21_I$ (GUSTAFSSON 1944), der Bastard *R. rubiginosa* \times *coriifolia* var. *Froebelii* dagegen eine fast „normale“ Konjugation mit 20,4 Univalenten im Mittel (BLACKHURST 1948). Für den ersterwähnten Hybriden fand der genannte amerikanische Autor sogar einen Zusammenbruch der Meiosis in der Diakinese. Daß das „geminibildende“ Genom von *R. coriifolia* var. *Froebelii* gegenüber anderen Caninae-Genomen unter Umständen überhaupt nicht synapsismindernd wirkt, zeigt auch die Paarung zu $7_{II} + 21_I$ bei *R. hybr. „327“*. Ich bezeichnete den meiosisregulierenden Genkomplex von *R. coriifolia* var. *Froebelii* daher schon früher „mangels genauerer Einblicke . . . als besonders anpassungsfähig“ (WULFF 1952, S. 237).

Warum die „geminibildenden“ Genome der Caninae im allgemeinen nicht, ohne daß es zu synaptischen Störungen kommt, gegeneinander austauschbar sind, läßt sich noch nicht mit absoluter Sicherheit entscheiden. Grundsätzlich gilt für sie dasselbe, was für die diploiden Genome schon gesagt wurde: sowohl an Inhomologien der Chromosomen als auch an Unterschiede im Aufbau der meiosisregulierenden Genkomplexe kann gedacht werden. Die Vermutungen müssen sich allerdings bevorzugt in Richtung auf Differenzen in den die Meiosis steuernden Genen bewegen, weil bei reziproken Bastarden zwischen Caninae-Arten das quantitative Verhältnis der Genome eine Rolle zu spielen scheint. Die reziproken Kombinationen zwischen *R. canina* und *R. rubiginosa*, die meines Wissens leider die einzigen bisher untersuchten sind, zeigten nach GUSTAFSSON (1944) Unterschiede sowohl in der Konjugation als auch in den Fertilitätsverhältnissen. Dieses Ergebnis ist auf der Basis einer herabgesetzten Chromosomenhomologie allein schwer zu verstehen. Sofern nicht eventuell sogar dem Plasma ein Einfluß zugeschrieben werden muß, weist es meines Erachtens auf verschieden konstituierte meiosisregulierende Genkomplexe bei den Caninae-Arten hin.

Wenn bisher auch in keinem der entscheidenden Punkte ein bindender Beweis zu führen war, so scheint es doch lohnend zu sein, künftig der Möglichkeit von Differenzen in den meiosisregulierenden Genkomplexen der einzelnen Rosenarten größere Aufmerksamkeit zu widmen. Und machen wir nach allem Gesagten überhaupt einen Erklärungsversuch für die beobachteten Konjugationstypen der Hybriden *R. multiflora* \times „327“, so können für ihr Zustandekommen etwa Unterschiede in den meiosislenkenden Genen der 3 Ausgangsarten herangezogen werden. Sie wären dann als Reaktionsprodukte zwischen dem meiosisregulierenden Genkomplex von *R. multiflora* und — infolge der Rekombination in *R. hybr.* „327“ — verschieden umfangreichen Teilen der meiosisregulierenden Genkomplexe von *R. canina* und *R. coriifolia* var. *Froebelii* aufzufassen. Es erscheint nicht ganz unmöglich, daß die Neigung zur Asynapsis um so stärker ist, je mehr *canina*- und je weniger *coriifolia* var. *Froebelii*-Chromosomen in den Tripelbastarden *R. multiflora* \times „327“ enthalten sind. Ganz allgemein würden die asynaptischen Tendenzen aus „unharmonischem Zusammenwirken“ der durch die Hybridisierungen miteinander vereinigten meiosislenkenden Gene resultieren können, doch haben die hybriden meiosisregulierenden Genkomplexe weiterhin offenbar „labile“ (Sämling Nr. 93) und „stabile“ Konstitutionen (die restlichen 8 Individuen) in dem Sinne, wie es für den Sämling Nr. 83 und andere triploide Rosen schon angenommen wurde (WULFF 1954d).

Zur Kritik dieses Erklärungsversuches seien die anaphatischen Rekombinationsvorgänge bei *R. hybr.* „327“ noch kurz einer Betrachtung unterzogen. Sie werden — wie in Abschnitt IV schon gesagt wurde — durch die 4 Konjugationstypen der Tripelbastarde, die ohne Rekombination undenkbar wären, bewiesen. Fraglich ist aber das Ausmaß der Rekombination, denn wir wissen nicht sicher, ob die 7 Gemini der *R. hybr.* „327“ alle allosynaptischen oder teils allo-, teils autosynaptischen Ursprungs sind.

1. Beim Bastard *R. coriifolia* var. *Lintoni* \times *lutetiana*, der wie *R. hybr.* „327“ und *R. coriifolia* var. *Froebelii* \times *multiflora* die typische Caninae-Paarung $7_{II} + 21_I$ aufwies, betrachteten BLACKBURN und HARRISON (1921) die 7 Bivalenten als das Resultat einer Allosynapsis. Sie bezeichneten (S. 167) die Univalenten als

Chromosomen, „which are presumably unaccustomed to act as homologues of others“, und die konjugierenden Chromosomen als „capable of doing so“. Eine ähnliche Ansicht liegt zugrunde, wenn DARLINGTON (1932, 1937) für die Caninae-Arten von einer „semiklonalen“ Fortpflanzung sprach. Auch FAGERLIND (1945b) glaubte beim Bastard *R. rubrifolia* \times *rugosa* bevorzugt an eine Allosynapsis und sprach (z. B. S. 33) für die Caninae-Rosen ganz allgemein von „Rekombination innerhalb der geminibildenden Genome mit nachfolgender Bildung reiner Linien“¹.

Später (1951) betonte er den Gegensatz zwischen den „geminibildenden“ („pairing genoms“) und den „Univalentengenomen“ („non-pairing genoms“) ganz besonders stark (S. 167): „the non-pairing genoms being transferred intact from generation to generation“.

Wenn wir uns vorbehaltlos auf diese Vorstellungen stützen, so ist aus der „normalen“ Paarung zu $7_{II} + 21_I$ bei den Hybriden *R. canina* \times *coriifolia* var. *Froebelii* und *R. coriifolia* var. *Froebelii* \times *multiflora* auf ausschließliche allosynaptische Natur aller 7 Gemini und weiterhin auf Homologie des haploiden *multiflora*-Genoms mit den „geminibildenden“ Genomen der beiden genannten Caninae-Arten zu folgern. Das würde aber bedeuten, daß der oben gegebene Erklärungsversuch das richtige treffen muß und daß die 3 an den Kreuzungen beteiligten Arten somit wahrscheinlich Unterschiede in den die Meiosis steuernden Genen besitzen.

Durch Rekombination zwischen den Genomen von *R. coriifolia* var. *Froebelii* und *R. canina* kann es jedoch nur unter der Bedingung zu den beobachteten 4 Konjugationstypen der diploiden Tripelbastarde kommen, daß der meiosis-regulierende Genkomplex dieser Arten jeweils nicht nur auf einem Chromosom liegt, sondern — insbesondere mit seinen die Synapsis und die Chiasmenbildung regelnden Teilen — auf mehrere, möglichst sogar auf alle Chromosomen der Haploidgenome verteilt ist. Hier bieten die Befunde von SOOST (1951) über 5 verschiedene, nicht allele Gene mit asynaptischer Wirkung bei *Solanum Lycopersicum*-Mutanten gewichtige Anhaltspunkte.

2. Infolge der starken Autogenomatie der Rosenchromosomen (FAGERLIND 1945b) ist die Möglichkeit nicht auszuschließen, daß die in den Sporenmutterzellen von *R. hybr.* „327“ anwesenden 35 Chromosomen (28 von *R. canina*, 7 von *R. coriifolia* var. *Froebelii*) sich zufallsgemäß an der Bildung der 7 Gemini beteiligen. Nach den Wahrscheinlichkeitsgesetzen müßten dann zwar die Chromosomen von *R. canina* in den Spermakernen der *R. hybr.* „327“ und in den Tripelbastarden meistens zahlenmäßig das Übergewicht haben, doch könnten die 4 Paarungstypen bei den letzteren ebenfalls nicht auf synapsismindernde Strukturunterschieden der Chromosomen, sondern nur auf Unterschieden in den die Meiosis regulierenden Genen basieren.

3. Falls die Autogenomatie durch Differenzen in den Chromosomenstrukturen herabgesetzt sein sollte, würden sich von den 35 Chromosomen der Sporenmutterzellen selektiv diejenigen 14 gegenseitig paaren müssen, die einander am stärksten homolog sind. Die 7 Chromosomen, die in diesem Falle durch die Spermakernen den *multiflora*-Eizellen zugeführt werden, könnten nun aber gerade mit den *multiflora*-Chromosomen zum Teil so wenig homolog sein, daß die Asynapsis in den Tripelbastarden vorwiegend auf strukturellen Unterschieden der Chromosomen beruhen würde.

Die letztere Möglichkeit (3) steht im Widerspruch sowohl mit der von FAGERLIND postulierten starken Autogenomatie aller Rosengenome, die durch die bisher bekannten Strukturinhomologien nur geringfügig abgeschwächt wird, als auch mit dem von mir für die Entstehung der Caninae-Meiosis als maßgeblich

¹ Im Original gesperrt.

angesehenen Beispiel der *R. ruga* (WULFF 1954 b, c). Sie darf aber nicht völlig ausgeschaltet werden, ehe nicht andere Hybriden zwischen den drei betreffenden Arten analysiert worden sind, was noch mehrere Jahre in Anspruch nehmen wird. Die unter 1. und 2. erwähnten Möglichkeiten besagen für die Deutung der Konjugationsverhältnisse in den Tripelbastarden prinzipiell dasselbe, wenn sie auch hinsichtlich der genetischen Konsequenzen differieren. Sie verweisen nachdrücklichst auf das Vorliegen unterschiedlicher Gene oder Genkombinationen für die Steuerung der Meiosis bei den einzelnen Rosenarten. Vielleicht sind innerhalb des Genus *Rosa* mit seiner Koexistenz von Rosen mit normaler Meiosis und den eigentümlichen, aus ihnen vermutlich polyphyletisch entstandenen Caninae Differenzen in den meiosisregulierenden Genkomplexen häufiger verwirklicht, als es bei den Arten anderer Gattungen der Fall ist.

VI. Zusammenfassung der Ergebnisse.

25 diploide Individuen aus der Deszendenz *R. multiflora* \times (*R. canina* \times *coriifolia* var. *Froebelii*) zeigten in ihren Merkmalen teils *multiflora*-Ähnlichkeit, teils intermediären Charakter.

Wuchsleistungen, Winterhärte, Blühwilligkeit und Hagebuttenansatz waren variabel, im allgemeinen aber als schlecht zu bezeichnen.

Nach der meiotischen Chromosomenkonjugation ließen sich 9 untersuchte Individuen in 4 Gruppen aufteilen: eine Pflanze mit konstanter Synapsis zu $4_{II} + 6_I$, sechs Pflanzen mit konstant $5_{II} + 4_I$, eine Pflanze mit konstanter Paarung zu $6_{II} + 2_I$ und eine Pflanze mit zwischen 7_{II} und $4_{II} + 6_I$ variierender Konjugation.

Das Auftreten dieser verschiedenen Konfigurationen wird als Beweis für das Vorkommen anaphatischer Rekombinationsvorgänge im Bastard *R. canina* \times *coriifolia* var. *Froebelii* gewertet. Die bei diesem Bastard vorliegenden 7 Gemini sind also mindestens zum Teil allosynaptischen Ursprungs.

Die im Vergleich mit dem als Samenträger verwandten *multiflora*-Individuum sehr bemerkenswerten asynaptischen Erscheinungen verursachten keine typische Caninae-Mikrosporogenese. Bi- und Univalente bildeten in der Regel keine gemeinsame Platte in der Metaphase I; die Univalenten teilten sich zwar in beiden Anaphasen, ihre Derivate wurden aber nur selten restlos eliminiert. Im Plasma zurückgebliebene Univalentabkömmlinge wurden stets rasch gelöst, so daß in der Interkinese immer nur 2 und am Ende der Meiosis ausschließlich 4 Kerne beobachtet wurden.

Die Konjugationsverhältnisse aller bisher untersuchten Bastarde zwischen den 3 Arten *R. canina*, *R. coriifolia* var. *Froebelii* und *R. multiflora* wurden diskutiert. Es erscheint nicht unwahrscheinlich, daß sie auf der Basis unterschiedlicher meiosisregulierender Genkomplexe bei den einzelnen Rosenarten zu erklären sind, die speziell in den diploiden Tripelbastarden disharmonisch arbeitende Konstellationen mit asynaptischen Tendenzen verschiedener Abstufungen ergeben.

Literatur.

- BELLING, J.: Critical notes on C. D. DARLINGTON's "Recent advances in cytology". Univ. California Publ. Bot. 17, 75—110 (1933). — BLACKBURN, K. B., and J. W. H. HARRISON: The status of the British rose forms as determined by their cytological behaviour. Ann. of

Bot. **35**, 159—188 (1921). — Genetical and cytological studies in hybrid roses. I. The origin of a fertile hexaploid form in the Pimpinellae-Villosae crosses. Brit. J. Exper. Biol. **1**, 557—570 (1924). — BLACKHURST, H. T.: Cytogenetic studies on *Rosa rubiginosa* L. and its hybrids. Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci. **52**, 510—516 (1948). — DARLINGTON, C. D.: Recent advances in cytology. London 1932. 2. Aufl., London 1937. — ERLANSON, E. W.: Cytological conditions and evidences for hybridity in North American wild roses. Bot. Gaz. **87**, 443—506 (1929). — Sterility in wild roses and in some species hybrids. Genetics **16**, 75—96 (1931a). — Chromosome organization in *Rosa*. Cytologia **2**, 256—282 (1931b). — Chromosome pairing, structural hybridity, and fragments in *Rosa*. Bot. Gaz. **91**, 551—566 (1933). — FAGERLIND, F.: Sind die *canina*-Rosen agamospermische Bastarde? Sv. bot. Tidskr. **34**, 334—354 (1940). — Kompatibilität und Inkompatibilität in der Gattung *Rosa*. Acta hort. Bergiani **13**, Nr 6 (1944). — Induzierte Verdoppelung der Chromosomenzahl in der Gattung *Rosa*. Acta hort. Bergiani **14**, Nr 1 (1945a). — Die Bastarde der *canina*-Rosen, ihre Syndese- und Formbildungsverhältnisse. Acta hort. Bergiani **14**, Nr 2 (1945b). — Influence of the pollen-gi'er on the production of hips, achenes and seeds in the „*canina* roses“. Acta hort. Bergiani **16**, 121—168 (1951). — FLORY jr., W. S.: Pollen condition in some species and hybrids of *Rosa* with a consideration of associated phylogenetic factors. Virginia J. Sci., N. S. **1**, 11—59 (1950). — GAUL, H.: Asynapsis und ihre Bedeutung für die Genomanalyse. Z. Vererbungslehre **86**, 69—100 (1954). — GUSTAFSSON, Å.: The constitution of the *Rosa canina* complex. Hereditas (Lund) **30**, 405—428 (1944). — GUSTAFSSON, Å., u. A. HÅKANSSON: Meiosis in some *Rosa*-hybrids. Bot. Not. **1942**, 331—343. — HAASE-BESSELL, G.: Bericht über die Rosen. Ergebnisse der Deutschen Hindukusch-Expedition. II. Gartenbauwiss. **13**, 441—484 (1939). — HURST, C. C.: Chromosomes and characters in *Rosa*. Genet. Soc., Cambridge Meeting, July 5th, 1927. — Differential polyploidy in the genus *Rosa* L. Z. Vererbungslehre Suppl. **2**, 886—906 (1928). — KIHARA, H.: Chromosome conjugation in a rose hybrid, *Rosa multiflora* × *R. rugosa*. Jap. J. Genet. **20**, 55—58 (1944). — MAMELI CALVINO, E.: Ricerche sul polline del genere *Rosa*. Staz. Sper. Floricolt. „O. Raimondo“ San Remo, Pubbl. Nr 48, 1950. — RATHELF, H. v.: Die Rose als Objekt der Züchtung. Jena 1937. — RATSEK, J. C., W. S. FLORY jr. and S. H. YARNELL: Crossing relations of some diploid and polyploid species of roses. Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci. **38**, 637—654 (1940). — ROSENBERG, O.: Über die Chromosomenzahlen bei *Taraxacum* und *Rosa*. Sv. bot. Tidskr. **3**, 150—162 (1909). — SOOST, R. K.: Comparative cytology and genetic of asynaptic mutants in *Lycopersicon esculentum* MILL. Genetics **36**, 410—434 (1951). — STRAUB, J.: Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis. II. Z. Bot. **30**, 1—57 (1936). — TÄCKHOLM, G.: On the cytology of the genus *Rosa*. Sv. bot. Tidskr. **14**, 300—311 (1920). — Zytologische Studien über die Gattung *Rosa*. Acta hort. Bergiani **7**, Nr 3 (1922). — TISCHLER, G.: Allgemeine Pflanzenkaryologie, Erg.-Bd. Angewandte Pflanzenkaryologie. In Handbuch Pflanzenanatomie, Bd. 2, Erg.-Bd., 1. Liefg. Berlin-Nikolassee 1953. — WELZEL, G.: Entwicklungsgeschichtlich-genetische Untersuchungen an pollensterilen Mutanten von *Petunia*. Z. Vererbungslehre **86**, 35—53 (1954). — WULFF, H. D.: *Rosa Kordestii*, eine neue amphidiploide Rose. Züchter **21**, 123—132 (1951). — Zytologische Beobachtungen an Rosenbastarden (*R. canina* L. × *R. coriifolia* FRIES var. *Froebelii* REHD. und *R. coriifolia* FRIE. var. *Froebelii* REHD. × *R. multiflora* THUNB.). Züchter **22**, 233—244 (1952). — Cytologische Untersuchungen an einem pentaploiden Rosenbastard (*Rosa* hybr. „315“) und seiner Nachkommenschaft. Planta (Berl.) **43**, 420—439 (1954a). — Spontane Pentaploidie in den Antheren der diploiden *Rosa ruga* LINDL. Rapp. et Comm. avant 8ième Congr. Int. Bot. Paris, Sect. 9, S. 92—94, 1954b. — Über das spontane Auftreten einer Caninae-Meiosis bei der Mikrosporogenese der diploiden *Rosa ruga* LINDL. Österr. bot. Z. **101**, 539—557 (1954c). — Cytologische Untersuchungen an einer fertilen triploiden Rose. Planta (Berl.) **44**, 472—490 (1954d). — Zytologische Untersuchungen an zwergwüchsigen Gartenrosen. Züchter **1954e**. — WULFF, H. D., u. L. HELDT: Über die Genealogie und Mikrosporogenese der Lambertianarose „Hamburg“. Züchter **23**, 87—93 (1953). — WYLIE, A. P.: The origin of *Rosa Wilsoni* BORR. Heredity (Lond.) **7**, 447 (1953).

Prof. Dr. HEINZ DIEDRICH WULFF, Kiel, Düsternbrookerweg 17,
Botanisches Institut der Universität.

Institute of Animal Genetics, Edinburgh.

STUDIES IN QUANTITATIVE INHERITANCE.

VII. CROSSES BETWEEN STRAINS OF DIFFERENT BODY SIZE IN *DROSOPHILA MELANOGASTER*.

By

FORBES W. ROBERTSON* and E. C. R. REEVE*.

With 2 figures in the text.

(Eingegangen am 10. November 1954.)

1. Introduction.

In the course of a general study of the inheritance of body size in *Drosophila melanogaster*, by means of selection and chromosome analysis, many crosses have been made between strains and inbred lines of similar and also widely differing body size. In some cases these crosses were more or less incidental to other aspects of the work and this limits the variety of available comparisons between different sorts of cross. However, it is of some interest to bring these data together, since the size of the F_1 in relation to the size and degree of inbreeding of the parents, amplifies the evidence on the genetic control of body size, derived from more analytical experiments, provides further information on inbreeding and heterosis, and generally directs attention to the problems of interpreting what appears as dominance in crosses.

2. Material.

The flies used in these experiments are derived from one or other of five wild stocks, known as "Nettlebed", "Edinburgh", "Crianlarich", "Renfrew" and "Ischia", each of which was descended from a wild impregnated female and maintained in the laboratory in large populations. The types of cross which have been carried out fall into three groups, as follows:

1) Between strains selected for long or short thorax length, before the response to selection had ceased and also, when forward selection no longer led to any progress. At this later stage, reversal of selection in the large strains demonstrated the presence of a great deal of genetic variability, but the small strains behaved as if they were homozygous with respect to size, since reversal of selection was ineffective.

2) Between unselected inbred lines.

3) Between inbred lines derived from selected strains after selection progress had ceased.

Crosses noted under (1) were compared with strains derived from the Crianlarich, Ischia and Renfrew stocks in mass-selection experiments which will be described in detail elsewhere. Selection was carried out by mating together the 20 extremes from 100 flies of each sex, every generation, a large and small strain being established in this way from each stock. Progress under selection continued for 12—15 generations upwards and for 16—20 generations downwards,

* Members of the Agricultural Research Council Scientific Staff.

after which reverse selection tests suggested that the large strains retained considerable genetic variability and the small strains little or none. Lines inbred from some of these selected strains together with inbred lines from the Nettlebed and Edinburgh selection experiments (ROBERTSON and REEVE 1952a) provided the material for the third group of crosses. For the second group the lines were obtained by long inbreeding from the different stocks.

Since wing and thorax length are generally highly correlated with body size, discussion is mostly confined to thorax length. Mean size and variance of the parent strains and crosses are based on a sample of 30—50 flies drawn equally from 6—10 replicated cultures. Methods of culture, measurement, etc. have been fully described elsewhere (ROBERTSON and REEVE 1952a). Only females have been studied, to avoid having to deal with sex linkage, which is irrelevant to the problems considered here. In almost all cases reciprocal crosses have been carried out, and the progeny of the reciprocal matings have been combined. All measurements are expressed in $\frac{1}{100}$ mm. A logarithmic or multiplicative scale seems most appropriate for analysing size variations; but the size range is small compared with average size, and the use of a logarithmic scale would not have any noticeable effect on the results of the analysis (ROBERTSON and REEVE 1953).

3. Description of the crosses.

a) Crosses between non-inbred strains. The crosses between the selected strains will be described first and the results will then be compared with the crosses between inbred lines. While all strains were still responding to selection, all possible crosses have been carried out between the large, small and unselected strains of different origin, both within and between strains. Since there were many crosses and the measurement of so many flies is no small labour, the crosses were distributed between three experiments made in successive generations, each of which dealt with a symmetrical group of crosses, in which strains of different origin were equally represented. The parents were derived from generations 8, 9, and 10 in the Renfrew and Ischia, 10, 11 and 12 in the Crianlarich series. All the selected and unselected strains were reared along with the crosses in each experiment, and it is therefore possible to compare the size of the former in terms of deviation from the unselected stocks, a procedure which minimises the importance of slight environmental, especially temperature, differences between separate experiments. Although the Crianlarich strains were a generation ahead of the others, the three large strains and the three small strains were very similar in thorax length in each experiment, while the three unselected stocks were almost identical in thorax length. Hence the average deviation of the selected from the unselected strains provides a good indication of the changes produced by selection. Table 1 shows that the small strains deviate from the level of the unselected more than the large, a comparatively frequent occurrence in selection experiments. Also, the mean deviation is progressively greater in consecutive experiments, due to the parents being drawn from successive generations of selection.

Strains of similar size also resemble one another in variability. The average within-culture variability, expressed in squared coefficients of variation, is set out in Table 2. Flies descended from selected parents of successive generations

of selection show a progressive increase in variability and there is little doubt that this is related to corresponding changes in mean size due to selection. The error variance for each group of experiments is based on the separate calculation of average components of variation due to variation within and between cultures. This gives a standard error which is a little too low for small strains and a little

too high for the others, but the results are clear enough to make minor adjustments to the standard error unimportant.

Table 1. *Average deviation of thorax length of the selected strains from unselected stocks (1_{100} mm.).*

Experiment	Average deviation	
	Large strains	Small strains
1	4.3	— 9.5
2	5.6	—10.5
3	7.0	—12.1

Mean thorax length of unselected strains = 111.03 ± 0.41

Table 2. *Average variability of the selected and unselected strains (squared coefficients of variation).*

Experiment	Unselected	Large	Small
1	3.45	2.55	4.77
2	3.59	2.86	5.17
3	3.81	4.84	9.16
Average	3.62	3.42	6.70

For ease of reference, the unselected, large and small strains are referred to as U, L and S. The types of cross carried out in the three successive experiments were as follows.

Experiment 1. Between strains of approximately equal size, i. e. $L \times L$, $U \times U$ and $S \times S$ (Table 3).

Experiment 2. Between large and small strains, $L \times S$, of related and unrelated origin (Table 4).

Table 3. *Deviation of F_1 from mid-parent level in crosses between unrelated strains of similar size.*

Origin of parent strains	Crosses		
	$U \times U$	$L \times L$	$S \times S$
$C \times R$	1.0	0.3	2.55**
$C \times I$	0.7	1.15	3.60**
$R \times I$	—0.1	1.25	3.35**

C, R, and I refer respectively to the Crianlarich, Renfrew and Ischia stocks.

Table 4. *Crosses between large and small strains. F_1 deviation from mid-parent level.*

Small parent	Large parent			Average
	C	R	I	
C	0.00	0.35	0.75	0.37
R	0.25	0.05	0.55	0.28
I	2.40**	2.00**	2.30**	2.23

The crosses between large and small strains of the same origin are shown along the diagonal.

Experiment 3. Between unselected strains and selected strains of the same or different origin: $U \times L$, $U \times S$ (Table 5).

Finally experiment 1 was repeated when the selected strains had ceased to make further progress under selection (Table 6).

b) *Results.* The chief interest of these crosses is in showing the position of F_1 size in relation to mid-parent size and tables 3—6 give the deviations (F_1 —M.P.) and their statistical significance; single and double asterisks indicate significance at the 0.05 and 0.01 levels of probability. The tables bring out the following points.

1) Table 3 shows the results of crossing strains of similar size. When either unselected stocks or large strains of different origin are intercrossed, the F_1 does

not differ significantly from the mid-parent level, although in crosses between large strains there is a tendency to a positive deviation. But when the small strains are inter-crossed, the F_1 significantly exceeds the mid-parent value, and these crosses provide a clear contrast with the others.

2) In crosses between large and small strains, summarised in Table 4, the F_1 deviation is positive whether the strains are related or not. But the Ischia small strain differs from the other small strains in giving a consistently larger F_1 deviation. Such characteristic behaviour is not attributable to this strain being smaller than the others, since the three strains are very similar in size.

3) When the small strains are crossed to the unselected stocks (Table 5a), the same characteristic difference in their behaviour is seen. With one exception ($R \times R$), the F_1 significantly exceeds the mid-parent size, but the deviation is greatest in crosses which involve the Ischia small strain. In the crosses between unselected and large strains (Table 5b), there is a general tendency for the deviation to be positive although only in the crosses, $R \times R$, and $R \times I$, is the deviation significant. Comparing tables 4 and 5 we note that the deviation F_1 —M.P. is generally greater when the small strains are crossed to the unselected stocks (average 2.08) than when they are crossed to the large strains (average 0.96). The difference between these two averages seems too great to be explained by the fact that one generation of selection intervened between the two sets of crosses.

Further information is provided by crosses between similarly selected strains after response to selection had ceased (Table 6). In the large strains these crosses were carried out after 19 generations of selection in the Crianlarich and after 17 in the Renfrew and Ischia strains. Since the selection for small size was effective over a longer period, the crosses between small strains occurred after 27 generations in the Crianlarich and 25 in the other strains. As noted earlier, at the time of these crosses, the large strains retained considerable genetic variability, unlike the small strains which behaved as if they were homozygous with respect to size. The F_1 is larger than the mid-parent size in all cases, but the absolute deviation is considerably greater in the crosses between small strains, as shown in Table 6. We again find that the crosses involving the small Ischia strain show the greatest deviation. It happens that the average deviation of the F_1 from the mid-parent level, expressed as a percentage of the deviation of the parent strains from the unselected size, is roughly the same, i. e. 30 and 37% in the crosses between the

Table 5. *Crosses of unselected with large and small strains.*

Unselected parent	(a) Small parent			(b) Large parent		
	C	R	I	C	R	I
C	2.55**	1.25*	3.35**	-1.00	0.55	0.60
R	2.05**	-0.10	3.30**	0.75	2.00*	1.80*
I	2.70**	1.30*	2.30**	0.00	1.90**	-1.00
Average	2.43	0.82	2.98	-0.08	1.15	0.47

Table 6. *Crosses between strains of similar size at the end of the period of selection.*

Origin of parent strains	F_1 deviation from mid-parent level	
	L \times L	S \times S
C \times R	1.15*	4.50**
C \times I	3.45**	7.45**
R \times I	2.70**	7.70**

Average deviation of parent strains from unselected stocks: Large 8.2; Small 17.9.

large and between the small strains; but it is not clear whether there is any special significance in this fact, particularly in view of the contrast in the amounts of genetic variability remaining in the large strains compared with the apparent homogeneity of the small strains.

The most consistent feature of these crosses is the evidence for asymmetry in the direction of larger size. Whenever the F_1 deviates significantly from the mid-parent level it does so in a positive direction, while less significant deviations show the same trend. The greatest deviation occurs when small strains are used as one or, especially, as both parents. Crosses between large and unselected strains give an intermediate F_1 , close to the mid-parent value, while crosses between unselected or between large strains show no significant deviation, although there is some suggestion of a positive deviation in the crosses between the large strains. Whether the parent strains are related or not appears to make no difference to the F_1 relative to the size of the parents. Repetition of the cross between similarly selected strains at the end of the experiment leads to positive deviations in all cases, the deviations are significant for the crosses between large strains, and of greater magnitude than the earlier crosses in the case of the small strains. In general, later crosses between unrelated strains demonstrate more clearly tendencies which were apparent at earlier stages of selection. Finally the crosses between large and small strains, whether related or not, show comparatively little departure from strict intermediacy, except where the small Ischia strain is used as one of the parents. Although the differences in size, between the parent unselected and small strains, is less than that between large and small, the F_1 deviation is less in the second type of cross.

4. Crosses between unselected inbred lines.

When sustained inbreeding is carried out in wild stocks, there is generally a decline in size, the degree of which, however, appears to be rather variable. The inbred lines were all taken off the various wild stocks shortly after they were established in the laboratory, and we cannot be certain that the wild stocks have not changed in size since that time. This makes it difficult to obtain satisfactory estimates for the effects of inbreeding on size, since an objective standard is lacking. Nevertheless different wild stocks, kept in the laboratory, are very similar in size when reared under similar, optimal conditions, and, with the above qualification in mind, the best we can do is to base estimates of inbreeding decline on the average deviation between such stocks and different inbred lines. Many records are available, over several years, of the size of various wild stocks as well as of lines descended from them. Since these estimates were made at different times, often as part of other experiments, it is impossible to reduce them all to a common basis in terms of deviation from a control stock. However a general impression of the effects of inbreeding can be gained from the list of mean sizes quoted in Table 7. Since many of these lines were reared separately, minor differences of temperature etc. will contribute a little to the differences between them, but they can be assumed to give a fair indication of the extent of the variation in size to be expected among inbred lines.

Table 7 also shows the average wing and thorax length for all the inbred lines, and for a number of their crosses together with the average of 10 estimates of the

size of each of the wild stocks from which they are derived. Bearing in mind the possibility that the wild stocks may have changed in size during the period of laboratory culture, inbreeding appears to have led to an average reduction of at least 5% in wing length and 2.5% in thorax length, while the F_1 returns approximately to the wild stock level in the case of thorax length and remains below it for wing length. There are slight differences in the wing/thorax ratio in different wild stocks, and since the genetic correlation between the two dimensions, although high, is not complete (REEVE and ROBERTSON 1953), slight differences in the ratio are to be expected between inbred lines. Comparison of the ratio in wild stocks with the related inbred lines suggests that a reduction of the ratio has accompanied inbreeding in the Edinburgh and Crianlarich series, but the available comparisons are too few to draw any conclusions in the others.

When inbred lines from unselected stocks are crossed, the F_1 always exceeds the mid-parent level, generally significantly so. Crosses between lines derived

from the same and different stocks, summarised in Table 8, behave in a very similar manner and may be treated as a homogeneous group. There appears to be a distinct tendency for the F_1 deviation to increase, as the difference between the parent lines becomes greater; the regression of the deviation on parental difference is 0.396 ± 0.092 which is nearly 0.5, or in other words, the difference between F_1 and P_1 —the larger parent is approximately constant. The deviations between F_1 and P_1 are tabulated opposite the appropriate value of P_1 in Table 9; the comparisons are divided into 3 groups according to the size of P_1 . There is no evidence of a trend and the average value of the deviations in the three groups

Table 7. *Average wing and thorax length of inbred lines (1/100 m.m.).*

Origin of line	Number	Wing	Thorax	Wing/Thorax Ratio	
				Inbred lines	Wild stocks
Nettlebed	1	193.9	96.0	2.02	2.02
	2	207.0	103.9	1.99	
	3	213.0	105.7	2.02	
Edinburgh	1	201.9	109.1	1.85	1.96
	2	194.2	101.8	1.91	
	3	204.6	105.9	1.93	
	4	201.6	104.2	1.93	
Crianlarich	2	205.2	110.1	1.86	1.96
	6	200.6	106.6	1.88	
	9	205.4	107.5	1.91	
	10	202.5	105.6	1.92	
Renfrew	1	204.8	106.9	1.92	1.94
	2	200.9	101.0	1.99	
Average size of inbred lines		202.7	104.8		
Average size of wild stocks		213.1	107.6		
Average size of crosses		208.4	107.5		

The estimate of the average size of crosses between inbred lines is based on 14 such crosses between lines of related and unrelated origin.

Table 8. *Crosses between unselected, inbred lines — thorax length.*

Related			Unrelated		
Cross	$P_1 - P_2$	$F_1 - M.P.$	Cross	$P_1 - P_2$	$F_1 - M.P.$
$C_8 \times C_9$	0.9	2.1	$E_3 \times C_{10}$	0.3	1.7
$C_2 \times C_9$	2.6	1.5	$E_3 \times C_6$	1.4	2.6
$C_2 \times C_6$	3.5	1.6	$N_2 \times R_2$	2.1	2.5
$E_2 \times E_3$	4.1	2.1	$R_1 \times C_{10}$	3.3	2.9
$R_1 \times R_2$	5.9	4.3	$E_2 \times C_{10}$	3.8	2.3
$N_1 \times N_2$	7.9	5.0	$E_2 \times C_6$	5.6	3.5

P_1 , P_2 and M.P. refer respectively to the larger and smaller parent and the mid-parent size.

are very similar. Thus, in these crosses, the size of the larger parent appears to be the chief determinant of F_1 size, and the size of the smaller parent seems unimportant.

Table 9. *The relation between the size of the larger parent and the F_1 in crosses between unselected, inbred lines.*

P_1	F_1-P_1	P_1	F_1-P_1	P_1	F_1-P_1
110.1	0.2	106.9	1.4	105.7	1.5
110.1	-0.1	106.7	0.7	105.6	0.4
107.5	1.5	106.1	1.2	105.6	1.8
107.3	1.9	105.9	0.0	103.9	1.1
Average	0.9		0.8		1.2

5. Crosses involving lines from selected strains.

We may now consider crosses between lines which differ to a greater extent than in the cases just considered. Inbred lines have been taken off most of our selected strains, generally when response to selection had ceased, and these have been crossed together, or crossed to inbred unselected lines, in various ways. Table 10 summarises the results of the crosses between inbred selected and unselected lines of different size (i. e. large \times unselected, large \times small and unselected \times small lines). With all these crosses there is a considerable difference in size between the parents and it is therefore of particular interest to examine the position of the F_1 with regard to the parent and mid-parent sizes. Table 10 shows the size difference between the parents (P_1-P_2 where P_1 is the larger parent), the absolute deviation ($F_1-M.P.$) and the relative deviation or dominance ratio: $\frac{F_1-M.P.}{\frac{1}{2}(P_1-P_2)}$. The ratio will, of course, be 1.0 for complete dominance and 0 for strict intermediacy. In the table, the symbols L and S indicate lines inbred after selection for large and small size, while other letters refer to the wild strain involved. Subscript numerals indicate different inbred lines of the same origin and the unselected inbred lines of each group are arranged in order of decreasing size.

In both the Crianlarich and Renfrew series, we can compare the effect of crossing two or three unselected inbred lines, generally differing in size, to a single large or small, selected line. Considering first the crosses to the large lines, Table 10 suggests that large, rather than smaller, unselected lines, when crossed to a single large line, favour greater F_1 deviations and a higher degree of dominance. The indication that the greater the difference between the parents the less the departure from intermediacy in crosses involving large lines as one parent, is supported by the cross between the large and small lines of either Crianlarich or Renfrew origin, in which the parental difference is respectively 20.4 and 25.8 units and the departure from intermediacy is very slight. The crosses between the unselected and small lines suggest that large F_1 deviations, and a high level of dominance is most likely to occur when unselected parents are drawn from a relatively small line. This is particularly clear in crosses which involve R_2 , N_2 and E_2 — all comparatively small lines, compared with the larger lines: C_2 , C_6 , C_9 and R_1 . Support for the existence of regularity is provided by evidence from the crosses between the mass selected strains. There it was found

that the crosses between strains which differed most in size, i. e. large \times small, produced an intermediate F_1 , — reminiscent of the parallel crosses between the present inbred lines, while significant F_1 deviations occurred when small strains were crossed with the unselected stocks. The general implications of these findings will be discussed later, after we have considered variability in the different lines and crosses, since there is an advantage in considering all the data together. The table also quotes the results of crosses between different inbred lines descended from the Renfrew and Ischia strains selected for large size, i. e. $L_{R_1} \times L_{R_5}$; $L_{I_5} \times L_{I_4}$. These four lines are appreciably larger than the unselected stocks but, in terms of deviation from the latter, are smaller than the corresponding selected strains, from which they were derived after selection had failed to produce further advance. The F_1 in both cases considerably exceeds the size of either parent, and is approximately similar in size to that of the original selected strain. Also shown in the table are the crosses between the different strains selected for small size, after they had attained an apparently homozygous condition; as noted earlier they all show striking heterosis. It is instructive to bring the results of the different types of cross together in one diagram (fig. 1).

The various crosses provide consistent evidence of a uni-directional departure of the F_1 from strict intermediacy in favour of the larger parent. The F_1 is never less than the mid-parent value, and, in crosses between inbred lines, generally exceeds it significantly, especially in crosses between small lines. Inbreeding causes a variable decline below the level of outbred stocks and crosses between such lines generally take the F_1 to within the normal range of variation encountered in wild stocks. On the simplest view, these observations might suggest dominance in the direction of larger size, and the F_1 deviation could be attributed to summation of the independent effects of dominance at a number of loci. Although, as noted in the Introduction, the present series of crosses are only partly analytical in design, they nevertheless present serious difficulties for this interpretation. For example, if the uni-directional bias is due to dominance, then selection should lead to an accumulation of dominant alleles in the large

Table 10. *Crosses between inbred lines of different size.*

Cross	$P_1 - P_2$	$F_1 - M.P.$	Dominance ratio
Unselected \times Large lines			
$C_2 \times LC$	4.7	1.9	0.81
$C_9 \times LC$	7.3	0.2	0.05
$C_6 \times LC$	7.9	1.8	0.43
$R_1 \times LR$	10.4	5.0	0.96
$R_2 \times LR$	16.3	3.8	0.47
Unselected \times Small lines			
$C_2 \times SC$	15.7	2.8	0.43
$C_9 \times SC$	13.1	4.0	0.64
$C_6 \times SC$	12.5	0.2	0.05
$R_1 \times SR$	15.4	5.4	0.70
$R_2 \times SR$	9.5	5.1	1.07
$N_2 \times SN$	10.1	3.5	0.72
$E_2 \times SE$	9.3	5.3	1.14
Large \times Small lines			
$LC \times SC$	20.4	2.5	0.25
$LR_5 \times SR$	25.8	1.9	0.15
Large \times Large lines			
$LR_1 \times LR_5$	1.7	3.9	>1
$LI_5 \times LI_4$	1.5	4.8	>1
Small \times Small lines			
$SC \times SR$	4.4	4.5	>1
$SC \times SI$	3.8	9.7	>1
$SR \times SI$	0.6	7.5	>1

The dominance deviation is calculated as $\frac{F_1 - M.P.}{\frac{1}{2}(P_1 - P_2)}$. Where several unselected lines are crossed to a single large or small line the former are arranged in order of decreasing size.

strains and a reduction of their frequency in the small strains. Hence we might expect a greater F_1 deviation in crosses between large and small strains than in crosses between the unselected and small strains; but we have seen that the reverse is true (Tables 4 and 5a).

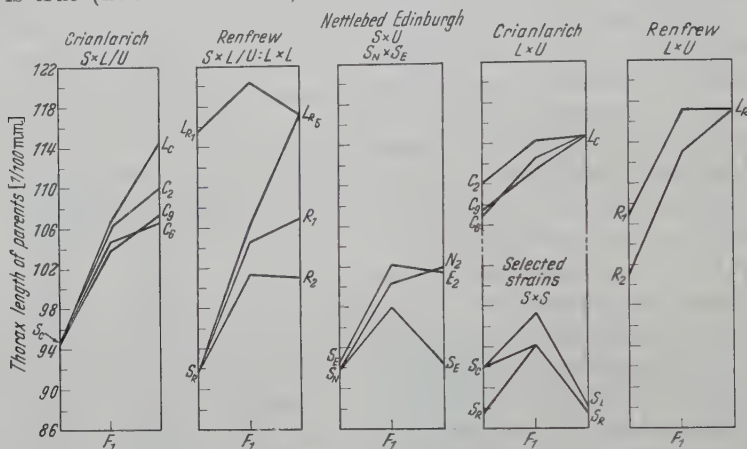


Fig. 1. Crosses between lines of different size.

An even greater difficulty is presented by the crosses between the unselected inbred lines and respectively the large and small selected inbred lines, as well as the crosses between the latter. Using the convenient measure of the "dominance ratio"

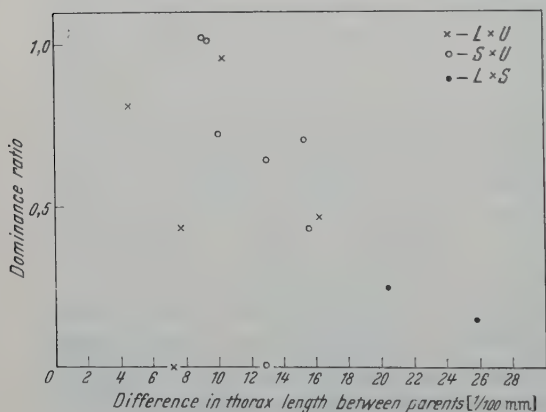


Fig. 2. Dominance ratio in crosses, in relation to the differences in size between parents.

ratio" $\frac{2 \times (F_1 - M.P.)}{P_1 - P_2}$, we can compare the deviations in the different crosses. This ratio is plotted against the parental difference in figure 2. If size were dependent mainly on dominant genes, we should expect to find a positive correlation between the dominance ratio and the difference between the parents, with the greatest ratio occurring in the crosses between the large and small lines. But the graph shows a striking negative correlation, so that the nearest

approach to intermediacy occurs in crosses between the large and small lines of Crianlarich and Renfrew origin, which differ respectively by 20.4 and 25.8 units. Crosses between lines of about the same size, whether large, unselected or small, generally have a positive deviation ($F_1 - M.P.$), so that they would give very large dominance ratios with small values of ($P_1 - P_2$). If these crosses were added to figure 2, the relationship between the parents would appear to be roughly hyperbolic, of the form $xy = K$, a constant, where K turns out to be $2(F_1 - M.P.)$. A glance at Table 10 shows that the F_1 deviation ($F_1 - M.P.$) is not strictly constant for the different crosses, but that its variation is small

compared with that of (P_1-P_2) and that it shows little correlation with the latter. Figure 2 apparently reflects these facts.

Evidently the simple hypothesis of independent effects of more or less dominant alleles cannot fit our results, and the same difficulties would obviously apply to the hypothesis of over-dominance.

6. Variability.

Only the variation within cultures is considered here since it constitutes a much greater portion of the total variation than that due to variation between cultures. Variability is expressed in squared coefficients of variation. Dealing first with the selected strains, comparison of Table 11 with Table 2 indicates that unselected and large strains are about equally variable in successive experiments, with, perhaps, a general tendency for the latter to increase in variability. The small strains are more variable than the others and show a rise in successive experiments i. e. in successive generations of selection. When the strains are crossed (Table 11) the F_1 generally resembles the parents when the latter are approximately similar in variability, as in crosses of the type: $U \times U$, $U \times L$, $L \times L$ and $S \times S$. But when the more variable small strains are crossed to large or unselected parents, the F_1 is less variable than the average of the parents, and more closely resembles the larger strain.

The variability in the final crosses between similarly selected strains is shown in Table 12. Comparison of this table with Table 2, suggests that the unselected stocks are less variable in the later experiments, but this difference may be of environmental origin and is probably unimportant. More significant contrasts appear in the variability of large and small strains, for in these later tests, the variability of the large strains exceeds that of both the unselected and small strains, while the latter are now as variable as the unselected stocks. The increased variability of the large strains is doubtless connected with the ineffectiveness of continued selection in spite of considerable genetic variability, suggesting the selection of heterozygous combinations; this will be discussed in more detail elsewhere. Since there is good evidence that the small strains lack genetic variability for size, some decline in their phenotypic variability is to be expected. But they are actually as variable as the highly heterozygous wild stocks, thus providing further examples of the increased sensitivity to environmental conditions, which has been reported for other small lines and inbred lines generally (ROBERTSON and REEVE 1952b).

Table 11. *Within-culture variability of parents and progeny in crosses between selected and unselected strains (squared coefficients of variability).*

Cross Parent variability similar	Average variability		
	Parents		F_1
$U \times U$	3.35		2.53
$L \times L$	2.55		3.04
$S \times S$	4.77		3.74
$U \times L$	3.81 (U)	4.84 (L)	3.61
Parent variability dissimilar	Average variability		
	Parents		F_1
$U \times S$	3.81 (U)	9.16 (S)	4.75
$L \times S$	2.86 (L)	6.17 (S)	2.86

The discrepancy between the variabilities quoted for the same strain is due to the three stages in which the various crosses were carried out.

Further evidence of this phenomenon appears in the variability of inbred lines and their crosses, set out in Table 13; the F_1 is consistently less variable than the parent lines. The reduction in variability is least in crosses between large lines, but since only two such crosses are available, it is uncertain how far this reflects a genuine trend in relation to the size of the parent lines.

Table 12. *Average variability in large and small strains and crosses at the end of the selection experiments.*

Unselected	2.56	Unselected	2.96
Large	4.50	Small	2.97
Large \times Large	4.18	Small \times Small	2.96

The comparisons between the unselected stocks and the crosses between respectively the different large and small strains were carried out at different times.

Table 13. *The variability of inbred lines and crosses (squared coefficients of variation).*

Type of cross	Number	Average variability		Percentage reduction
		Parent line	F_1	
U \times U Related	6	3.06	2.30	25
U \times U Unrelated	8	2.60	1.69	35
L \times U	5	3.59	1.90	45
S \times U	5	3.73	2.44	35
L \times S	5	2.63	2.08	22
L \times L	2	3.51	3.12	11

In the study of mutant genes which affect morphology, pattern, colour, etc. there is usually not much risk of confusion in understanding the origin of the observed differences. But when we deal with continuously varying characters like size, in which genetic variation is due to the segregation of alleles at many loci, the occurrence of deviations from intermediacy raises considerable problems of interpretation. If we are satisfied that a given deviation is not an artefact of scale and reflects a biologically valid effect, then various interpretations are available.

As a first approach it is reasonable to carry over the concepts derived from the known behaviour of alleles at single loci, and attribute such deviations to summation of independent effects at a number of loci. This, of course, is the basis for the most widely held theory of heterosis. When inbreeding leads to a decline in size, vigour or fertility and outcrossing restores the normal level, there is evidently a uni-directional tendency which has been correlated with the occurrence and direction of dominance at many loci. On the other hand, there is the alternative view that such heterosis rests primarily on over-dominance, such that the presence of unlike alleles confers an advantage compared with either of the homozygous combinations and that the observed deviations in crosses may be attributed to summation of such effects of over-dominance. The extent to which it is useful to consider heterosis in terms of dominance or over-dominance depends on how far the relations between alleles are constant over the range of genotypes which are being studied. The less this is true, or, in other words the

7. Discussion.

The attributes of an individual, in relation to the attributes of its parents, provide the initial facts in any study of inheritance. It is customary to describe a situation in which the progeny more closely resembles one parent as exhibiting dominance. The concept of dominance is derived from the behaviour of alleles at a locus, in genetic situations where the salient differences between parents and offspring can be attributed to variation at a single locus and where other genetic differences are unimportant.

more sensitive is the effect of any substitution to variation in the genetic background, the less useful are these concepts, which may indeed prove misleading in so far as they involve a hidden assumption about gene behaviour derived from much simpler situations.

Thirdly, inbreeding decline and heterosis in crosses may be attributed respectively to disruption and restoration of the genetic balance which characterises the normal outbred population. The general idea of genetic balance or a harmonious gene complex has been a commonplace of genetic thought for many years but we have few data relating to the way inbreeding or selection may affect the essential nature of the genetic system with respect to particular characters. MATHER (1943) has recognised this problem, but has dealt with it in terms of the linkage relations of a special kind of gene — polygenes — with hypothetical attributes which are hard to reconcile with what is known of gene behaviour generally (ROBERTSON and REEVE 1952a, REEVE and ROBERTSON 1954). Experimental information is so sparse in this field, that it appears advisable to proceed empirically with as few pre-conceived notions as possible. The problem is further complicated by the likelihood that in studying genetic variation in different characters, which are similar in being amenable to quantitative measurement, we may be dealing with variation of widely different significance in the economy of the organism. The present data, derived from the effect of crossing lines and strains of different size, may now be considered to see what light they throw on these problems and alternative interpretations.

As we have seen, the simple hypothesis of the independent effects of dominance or over-dominance is of little value in helping us to understand the results of the different types of cross. This conclusion is supported by evidence of a different type derived from the effects of interchanging chromosomes between lines which differ in size or show heterosis when crossed (ROBERTSON 1954; ROBERTSON and REEVE, in the press). The experiments referred to have revealed numerous examples of genetic interaction between non-homologous chromosomes, for which the properties of homozygous combinations are largely responsible, especially homozygous combinations which favour smaller size. In the face of such widespread interaction it is obviously impossible to account for the observed heterosis or inbreeding decline in terms of the summation of independent effects. Since it is unlikely that any biologically reasonable scalar transformation can be of much help, we have to adopt a different approach and see how far the apparent regularities in the genetic control of size suggest corresponding properties in the underlying behaviour of gene combinations.

If we consider first, the variation of the relative position of the F_1 in relation to the difference in size between the parents, it is obvious that intermediacy is conditional on the gene complex, and is not to be interpreted in terms of inherent properties of genes which control size. It may be assumed that genes responsible for variation in body size are not operating on a single developmental system, such that genes at different loci can be regarded as interchangeable. Underlying the continuous variation there is doubtless a complex system in which it is theoretically possible to distinguish different sorts of gene action, whose relative importance will influence the properties of the genetic variation of the character under study. If the relative position of the F_1 is conditional, then the occurrence

of intermediacy, in which the F_1 shares the attributes of its parents, implies the existence of certain inter-relations among the gene-controlled processes of development. Any regularities in the result of crossing parents of different size provides empirical evidence which may help us to understand the inter-relations in due course.

We may first enquire what are the implications of intermediacy in a cross. With respect to genetic variation at a single locus, intermediacy is usually taken to imply that the alternative contrasted alleles intervene in the same developmental process, variation in the rate or intensity of which is reflected in the eventual phenotype. It has been suggested by WRIGHT (1945) that the occurrence of dominance between alleles may imply a low ratio of substrate to the immediate gene products which react with it, since there is likely to be competition between alleles. A high ratio favours more independent effects. In the study of dominance at particular loci, we can usually disregard variation in quantity and quality of substrates which are dependent on the rest of the gene complex. But where variation at many loci is involved, the gene controlled inter-relations which determine the availability and quality of substrates create the really important problem. Gene complexes which favour dominance and intermediacy, might be taken to imply, respectively, intensification and reduction of allelic or, more generally, gene competition. Although detailed speculation as to how such differences may be brought about is not very helpful, when we have only variation in phenotypic size as a measure of effect, any regularities in departures from intermediacy are of empirical value. The present data are of some interest in this connection.

In general intermediacy does not occur in crosses between inbred lines. When unselected inbred lines are crossed, the F_1 apparently exceeds the size of the larger parent by a fairly constant amount, as if the effect of the haploid complement of the smaller parent merely contributes to the heterosis which is nevertheless limited in its extent by the nature of the complement from the larger line. The controlling influence of the contribution from the larger parent becomes even more evident in crosses between the unselected and small inbred lines, in which the F_1 is very close to the size of the former. Within these crosses, there appears to be a trend in relation to the difference in size between the parents (fig. 1). Thus when small lines are crossed to the smaller unselected lines, the F_1 is almost identical with the latter, but as the parental difference increases, i. e. as the size of the unselected line increases, the F_1 tends to fall short of the larger parent to increasing degree (fig. 1). When the parental difference is further increased by crossing the same small lines to large selected lines it appears that the same trend exists, since the F_1 approximates to intermediacy in the extreme crosses. It is particularly interesting that crosses of small lines to unselected lines should produce an F_1 close to the latter in size, provided the difference in parent size is not too great. It does not appear as if this trend is necessarily related to the peculiar properties of small selected lines, since the same tendencies appear in crosses between the large and unselected lines. Thus the more alike the size of inbred parents, the greater the likelihood of heterosis; the greater the difference the greater the tendency towards the occurrence of an intermediate F_1 . Heterosis in crosses between similar parents means that the same or very similar

phenotypes may be associated with different genotypes. The general trend noted above refers to crosses between homozygous parents, so that the F_1 is qualitatively different from the former in being to a greater or lesser degree heterozygous. It appears as if the basis for intermediacy of the F_1 is progressively favoured as such differences between the parents become greater.

These considerations raise the question as to how far the results of crossing homozygous lines may be validly compared with the effects of crossing heterozygous parents, as in the crosses between the large, small and unselected strains at the early stages of selection. It is particularly interesting that the corresponding crosses show parallel tendencies i. e. the F_1 is intermediate in crosses between large and small strains, but shows a positive deviation when unselected and small strains are crossed, while crosses between small strains are accompanied by striking heterosis. In terms of the absolute difference in size between the parents, it appears that intermediacy of the F_1 may occur with smaller differences between heterozygous than between homozygous parents. This is probably related to the generally higher heterosis or positive F_1 deviation in crosses between inbred rather than heterozygous parents. But in spite of the parents being homozygous in one group of crosses and heterozygous in the other, the general picture remains the same and provides a basis for more detailed study of the behaviour of genetic variation, in the mass stock.

Summary

1. The paper describes the results of many crosses between inbred and between non-inbred strains of *Drosophila melanogaster*, differing in body size and descended from several different wild stocks. The results of the different types of cross are compared with respect to the departure of the F_1 from the mid-parent value. Body size here refers to thorax length.

2. The large and small strains were created by selection for thorax or wing length. When the strains no longer responded to continued selection they were inbred to establish the lines used in the present tests. A number of inbred lines have been created by inbreeding unselected stocks.

3. Large, small and unselected non-inbred strains descended from three different wild stocks were intercrossed in all possible ways after 6—8 generations of mass selection, which had led to substantial differences. Intercrossing the different small strains led to striking heterosis in the F_1 ; when these small strains were crossed to related or unselected wild stocks the F_1 deviated significantly from the mid-parental value in the direction of the larger parent, but when crossed to the large strain, the F_1 was found to be almost intermediate, except for the crosses involving a particular small strain. Crosses between different large strains and between large and unselected strains produced slight, but statistically insignificant departures from intermediacy; there was no heterosis in crosses between unrelated, unselected stocks which were very similar in body size.

4. When unselected stocks are inbred by brother sister mating, there is generally a variable decline in body size, equivalent, on the average, to about 2.5% reduction in thorax length. When such long inbred lines are intercrossed the F_1 falls within the normal range of variation of outbred stocks. The size of the F_1 exceeds that of the larger parent by an approximately constant amount and is very little influenced by the size of the smaller parent.

5. When large, small and unselected lines are intercrossed, the F_1 most clearly exceeds the larger parent when the difference between the parents is slight; there is striking heterosis in crosses between different small and also different large lines. There appears to be a tendency toward greater intermediacy of the F_1 as the difference in size between the parents increases. Thus in crosses between small selected lines and the smaller of the unselected lines the F_1 is identical with or closely resembles the larger parent; but if the same small line is crossed to larger unselected lines the F_1 falls short of the latter, while in crosses between large and small selected lines the F_1 is almost intermediate.

6. Phenotypic variability, as measured by the within culture variation, is consistently higher in the inbred lines than in the crosses between them, and presumably reflects the increased resistance of heterozygous combinations to variation in environmental conditions.

7. These results are considered in relation to the origin of heterosis and apparent dominance. Attention is drawn to the general inadequacy of explanations based on the summation of more or less independent genetic effects while the possible implications of some of the regular features of these crosses are discussed.

Acknowledgements.

We wish to thank Miss EVELYN DAVIDSON and Miss ALEXA HUNTER for technical assistance and Mr. CHARLES MARR for assistance in computation.

Bibliography.

- MATHER, K.: Polygenic inheritance and natural selection. Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc. **18**, 32 (1943). — REEVE, E. C. R., and F. W. ROBERTSON: Studies in quantitative inheritance. II. The analysis of a strain of *Drosophila melanogaster* selected for long wings. J. Genet. **51**, 276 (1953). — The analysis of environmental variability in quantitative inheritance. Nature (Lond.) **171**, 874 (1953). — Studies in quantitative inheritance. VI. Sternite chaeta number in *Drosophila*: a metameric quantitative character. Z. Abstammungslehre **86**, 269 (1954). — ROBERTSON, F. W.: Studies in quantitative inheritance. V. Chromosome analyses of crosses between selected and unselected lines of different body size in *Drosophila melanogaster*. J. Genet. **52**, 494 (1954). — ROBERTSON, F. W., and E. C. R. REEVE: Studies in quantitative inheritance. I. The effects of selection of wing and thorax length in *Drosophila melanogaster*. J. Genet. **50**, 414 (1952a). — Heterozygosity, environmental variation and heterosis. Nature (Lond.) **170**, 296 (1952b). — Studies in quantitative inheritance. IV. The effects of substituting chromosomes from selected strains in different genetic backgrounds. J. Genet. **51**, 586 (1953). — Studies in quantitative inheritance. VIII. Further analyses of heterosis in crosses between inbred lines of *Drosophila melanogaster*. (in press). — WRIGHT, S.: Physiological aspects of genetics. Ann. Rev. Physiol. **7**, 75 (1945).

Dr. FORBES W. ROBERTSON and Dr. E. C. R. REEVE,
Institute of Animal Genetics, West Mains Road, Edinburgh 9, Great Britain.

Institute of Animal Genetics, Edinburgh.

STUDIES IN QUANTITATIVE INHERITANCE.

VIII. FURTHER ANALYSIS OF HETEROSIS IN CROSSES BETWEEN INBRED LINES OF *DROSOPHILA MELANOGASTER*.

By

FORBES W. ROBERTSON* and E. C. R. REEVE*.

(Eingegangen am 10. November 1954.)

1. Introduction.

Discussion of the behaviour of genes and gene complexes which control the development of quantitative characters relies largely on hypothesis and convenient assumption, rather than empirical demonstration. Further understanding in this field calls for more detailed experimental analysis, although this encounters many practical difficulties and much depends on the use of appropriate material. Deductions based on the comparison of responses to artificial selection and the usual methods of population analysis are often limited by the difficulties found in discriminating between widely different interpretations of the same phenomena. One way of enlarging the scope of experimental analysis in *Drosophila melanogaster*, is to construct different combinations of chromosomes from pairs of lines which differ strikingly in some respect, due to selection for example, or which produce striking heterosis when crossed. Many genotypes can be created at will and the comparison of genetic constitution with the level of expression of the character under study makes it possible to test different hypotheses about gene and chromosome behaviour.

Such methods have already been used in a partial chromosome analysis of strains selected for large and small size (ROBERTSON and REEVE, 1953), and in a complete analysis of all possible combinations of major chromosomes from inbred lines obtained without selection and after selection for small size (ROBERTSON, 1954). These experiments suggested that the positive F_1 deviation from the mid-parental level, in most crosses, could not be accounted for in terms of the addition of the effects of individual chromosomes acting in a more or less dominant manner, nor of the addition of over-dominance effects arising from heterozygous pairs. There was clear evidence of gene interaction which tended to be uni-directional, in the sense that gene combinations which favour smaller size tend to be hypostatic to those responsible for more normal or larger size. Also the phenotypic variability of the body size of inbred lines was found to exceed that of the crosses between them, while the comparison of types heterozygous for different numbers of chromosome pairs suggested that this reduction in variability is closely related to the level of heterozygosity (ROBERTSON and REEVE, 1952b; REEVE and ROBERTSON, 1953).

* Member of the Agricultural Research Council Scientific Staff.

The present paper describes an extension of a partial chromosome analysis to a further series of crosses between inbred lines, and deals with the inheritance of egg production as well as body size. It is particularly instructive to compare, on the same material, the genetic control of quantitative characters which are so different in their reaction to environmental variability and response to inbreeding. STRAUS (1942) also studied egg production by similar methods and concluded that output is linearly related to level of heterozygosity.

2. Methods and Material.

a) *The chromosome combinations.*

An earlier publication (ROBERTSON, 1954) has described methods of preparing all possible combinations of major chromosomes from pairs of inbred lines with the aid of marked, autosomal inversions and a system of backcrossing

Table 1. *The genotypes created by interchanging chromosomes between two inbred lines A and B.*

Heterozygous Pairs	Genotypes
	AAA BBB
I	XAA XBB
II	AXA BXB
III	AAX BBX
I + II	XXA XXB
I + III	XAX XBX
II + III	AXX BXX
I + II + III	XXX

which minimises possible error due to recombination. The present experiments deal with only 15 of the possible 27 combinations of major chromosomes in females. These comprise the parent lines, and the types characterised by individual and joint substitutions of single, non-homologous chromosomes of one line for those of another. The array of types is set out in Table 1, using a convenient notation in which such letters as A or B represent homozygous, and X indicates heterozygous pairs of homologues; the particular chromosome pair is indicated by the order of the letters.

The method of preparing the types is shown in Table 2 *Curly (Cy)* and *Curly Lobe (Cy al² L⁴ sp²)* — with the inversion in both arms — are used for balancing II, and *Moiré (Mé)* and *Moiré Stubble (MéSb)* for III. *Cy L⁴* and *Mé*, either alone or together, are particularly effective in suppressing recombination; they occur in females at only one stage of the procedure while the other inversions are carried in males, and so error due to crossing-over should be very slight. Males, carrying the markers *Cy MéSb* or *Cy L⁴ Mé*, are repeatedly backcrossed to females of the two lines, say A and B. Crosses are then made between *Cy Mé Sb* males, from the backcross to A and B and *Cy L⁴ Mé* females produced by backcrossing to respectively B and A. From the F₁ various types of male are chosen, and crossed to virgin females of the appropriate line, as shown in the diagram. In the next generation, wild type flies, of known constitution, are separated and measured or used for recording egg production. The pure lines and the reciprocal crosses are reared at the same time to complete the array of types. The 4th chromosome has been disregarded, since the earlier tests, with a greater variety of genotypes, suggested that differences due to variation in this chromosome are likely to be unimportant.

b) *The material and general procedure.*

Most of the lines used here are derived from different wild stocks of *Drosophila melanogaster*, by inbreeding with brother-sister mating. With the possible

Table 2. *The creation of different genotypes by combining chromosomes from lines A and B.*

<i>Backcrosses</i>	
$\begin{array}{c} + \text{ Cy MéSb} \\ \text{Y} + + \end{array} \times$	$\begin{array}{l} \text{AAA} \rightarrow \frac{\text{A}}{\text{Y}} \frac{\text{Cy}}{\text{A}} \frac{\text{MéSb}}{\text{A}} \\ \text{BBB} \rightarrow \frac{\text{B}}{\text{Y}} \frac{\text{Cy}}{\text{B}} \frac{\text{MéSb}}{\text{B}} \end{array}$
$\begin{array}{c} + \text{ CyL Mé} \\ \text{Y} + + \end{array} \times$	$\begin{array}{l} \text{AAA} \rightarrow \frac{\text{A}}{\text{Y}} \frac{\text{CyL}}{\text{A}} \frac{\text{Mé}}{\text{A}} \times \text{AAA} \rightarrow \frac{\text{A}}{\text{A}} \frac{\text{CyL}}{\text{A}} \frac{\text{Mé}}{\text{A}} \\ \text{BBB} \rightarrow \frac{\text{B}}{\text{Y}} \frac{\text{CyL}}{\text{B}} \frac{\text{Mé}}{\text{B}} \times \text{BBB} \rightarrow \frac{\text{B}}{\text{B}} \frac{\text{CyL}}{\text{B}} \frac{\text{Mé}}{\text{B}} \end{array}$

The crosses which produce the types studied.

$\frac{\text{A}}{\text{Y}} \frac{\text{Cy}}{\text{A}} \frac{\text{MéSb}}{\text{A}} \times \frac{\text{B}}{\text{B}} \frac{\text{CyL}}{\text{B}} \frac{\text{Mé}}{\text{B}}$	{	$\frac{\text{B}}{\text{Y}} \frac{\text{Cy}}{\text{B}} \frac{\text{Mé}}{\text{A}} \times \text{AAA} - \text{XXA}$
		$\text{BBB} - \text{BBX}$
		$\frac{\text{B}}{\text{Y}} \frac{\text{CyL}}{\text{A}} \frac{\text{Mé}}{\text{A}} \times \text{AAA} - \text{XAA}$
$\frac{\text{B}}{\text{Y}} \frac{\text{Cy}}{\text{B}} \frac{\text{MéSb}}{\text{B}} \times \frac{\text{A}}{\text{A}} \frac{\text{CyL}}{\text{A}} \frac{\text{Mé}}{\text{A}}$	{	$\text{BBB} - \text{BXX}$
		$\frac{\text{B}}{\text{Y}} \frac{\text{CyL}}{\text{A}} \frac{\text{MéSb}}{\text{B}} \times \text{AAA} - \text{XAX}$
		$\text{BBB} - \text{BXB}$
$\frac{\text{B}}{\text{Y}} \frac{\text{Cy}}{\text{B}} \frac{\text{MéSb}}{\text{B}} \times \frac{\text{A}}{\text{A}} \frac{\text{CyL}}{\text{A}} \frac{\text{Mé}}{\text{A}}$	{	$\frac{\text{A}}{\text{Y}} \frac{\text{Cy}}{\text{A}} \frac{\text{Mé}}{\text{B}} \times \text{BBB} - \text{XXB}$
		$\text{AAA} - \text{AAX}$
		$\frac{\text{A}}{\text{Y}} \frac{\text{CyL}}{\text{B}} \frac{\text{Mé}}{\text{B}} \times \text{BBB} - \text{XBB}$
$\frac{\text{A}}{\text{Y}} \frac{\text{CyL}}{\text{B}} \frac{\text{Mé}}{\text{B}} \times \frac{\text{B}}{\text{B}} \frac{\text{Cy}}{\text{B}} \frac{\text{MéSb}}{\text{A}}$	{	$\text{AAA} - \text{AXX}$
		$\frac{\text{A}}{\text{Y}} \frac{\text{CyL}}{\text{B}} \frac{\text{MéSb}}{\text{A}} \times \text{BBB} - \text{XBX}$
		$\text{AAA} - \text{AXA}$

exception of the Oregon line, the early history of which is uncertain, inbreeding began shortly after the stocks were established in the laboratory. When crossed the F_1 shows heterosis for both size and egg production. The size of the parent lines and their crosses is set out in Table 3, along with an estimate of the average size of a number of different non-inbred, wild stocks, taken from another publication (ROBERTSON and REEVE, in the press). The data relating to the chromosome analysis of the three lines described in an earlier paper (ROBERTSON, 1954) are included here, and in the subsequent analysis, since there is an advantage in comparing as many parallel genetic combinations as possible.

Egg production is based on the total eggs laid during a 4-day period corresponding to the phase of maximum daily yield, i. e. approximately the 4th to 8th day of adult life (HANSON and FERRIS, 1929; SHAPIRO, 1932; ROBERTSON and SANG, 1944), when the number of eggs laid on consecutive days by an individual fly is usually comparatively constant. GOWEN and JOHNSON (1946) have shown a high correlation between the output during this period and the life-time yield. The egg production of inbred lines and their crosses are also summarised in Table 3, and may be compared with the average production of the vigorous, mass mating, Crianlarich stock. Evidently inbreeding causes a striking decline in egg output and there is clear-cut heterosis when the lines are crossed. Comparison

with the similar data relating to body size, suggest that egg production is more sensitive to inbreeding — a promising contrast for analysing the effects of chromosome substitutions on the two characters.

The mean values of wing and thorax length of the different chromosome types are based ideally on a series of 5 females from each of 5 replicated cultures set

Table 3. *Average thorax length and egg production of inbred lines and of the crosses between them.*

Parent lines	Thorax length (1/100 mm)		Egg production over 4 days.	
	P ₁	F ₁	P ₁	F ₁
R ₁	107.3	111.3	108	292
C ₆	106.3		114	
R ₂	106.1	107.3	148	342
C ₁₀	102.8		124	
N ₁	96.0	105.0	190	305
N ₂	103.9		122	
N ₂	105.5	107.2	174	284
R ₂	103.6		181	
N ₃	104.2	107.6	—	—
O ₁	98.8		—	
O ₂	102.2	107.3	—	—
E ₄	101.9		—	
N ₃	104.5	107.0	—	—
E ₄	100.9		—	
Wild stock		107.6		320

up on two successive days i. e. 50 individuals in all. Egg production, in view of the labour involved, has been recorded only on flies drawn from the five cultures set up on a single day, hence the individual egg production as well as size is known for approximately half the total flies studied. Generally less than the ideal numbers are available, due to the hazards of segregation and low viability associated with a few genotypes, while, in the case of egg production, occasional death or escape of a fly further reduces the number. Error variances are based on within- and between-culture effects, suitably adjusted for variation in the number of flies per culture.

All experiments are conducted at $25 \pm 0.5^\circ \text{C}$. Methods of culture, measurement and the recording and collection of eggs have been fully described elsewhere (ROBERTSON and REEVE, 1952a). Measurements of wing and thorax are expressed in $1/100$ mm.

c) Scale.

For a statistical test of the adequacy of any scale, we must change the mean by altering either the environment or the genotype, and study the effect on environmental variability. But it proves to be very difficult to change the mean by methods which leave no theoretical grounds for believing that the variance will also be changed. Thus change by environmental means — level of nutrition or temperature — almost certainly alters the range of environmental conditions in the culture, and a transformation which left the variance constant for changes in these factors would obviously give a biased result. If we compare heterozygotes with homozygotes, the former generally have larger means, but again it is likely that the heterozygotes will be better able to cope with a given range of environmental conditions than the homozygotes, so that their variance will actually be less. It is possible that even comparison of inbred lines with different means would introduce similar difficulties, since those with the larger means might have “better” genotypes and show less variability for a given range of environment — in other words, change of mean may indicate a change in ability to maintain constancy under given conditions. For these reasons a scale chosen for its statistical value in making the variance constant may actually

obscure some interesting biological phenomena, and it seems better to rely on theoretical considerations.

Theoretically, one would expect any cause of variation, genetic or environmental, to act in proportion to the mean, rather than independently of the mean — i. e. genetic or environmental factors are likely to affect the rates or duration of processes —, and it is in fact difficult to imagine a change which would add the same amount on to a large and a small organ. It seems natural, therefore, to use a logarithmic scale rather than the scale of measurement in which the data are recorded. For wing and thorax length, however, the range of variation is comparatively small and a log transformation was not used, as it makes little difference to the analysis of mean differences and is hardly worth the additional labour of computation. The coefficient of variation provides a sufficiently valid measure of variability and earlier work has supported this view (ROBERTSON and REEVE, 1953). With egg production the range of variation is very much greater. Accordingly all 4-day totals have been transformed to natural logarithms and all computations are based on such transformed data.

3. Experimental Analysis.

a) Genotype and mean performance.

i) *Body size.* Since crosses between lines show heterosis, we are evidently not dealing with a purely additive genetic system. The chromosome is here the lowest unit and we must first see how far interaction between non-homologous chromosomes appears in the array of types, as distinct from the aggregate dominance of one chromosome to its homologue.

To test for departure from additive combination of non-homologous chromosomes, it is necessary to avoid dominance effects by considering separately each series of 8 genotypes consisting of an inbred line and the genotypes obtained by substituting one or more chromosomes of another line, in single dose — e. g. AAA, XAA, AXA, AAX, XXA, XAX, AXX, XXX. Representing the means of these genotypes by A, A+a, A+b, A+c, A+a+b, A+a+c, A+b+c and A+a+b+c, where A is the expected mean of AAA, and a, b and c are the average effects of substituting a first, second and third chromosome of another genotype B, we can solve for A, a, b and c by Least Squares and test whether the fitting of the four constants leaves any significant interaction. This form of analysis is, of course, well known from factorial field plot experiments. The solution may be written:

$$\begin{aligned} A &= \frac{1}{2} \sum A - \frac{1}{4} [\sum a + \sum b + \sum c] \\ a &= -\frac{1}{4} [\sum A - 2 \sum a] \\ b &= -\frac{1}{4} [\sum A - 2 \sum b] \\ c &= -\frac{1}{4} [\sum A - 2 \sum c] \end{aligned}$$

where, on the right hand side, $\sum A$ = sum of all genotype means, $\sum a$ = sum of means of genotypes with heterozygous first chromosome, etc. The interaction variance is the mean of the interaction variances between chromosomes i. e. 1×2 , 1×3 , 2×3 , $1 \times 2 \times 3$, with four degrees of freedom, and may be calculated as quarter the sum of squares of differences between expected and observed values of the genotype means. It is tested against the error variance of a genotype

mean. Each crossing experiment provides two series of 8 genotypes with a common type XXX (table 1), for which the error variances are pooled. In one such series a genotype was missing, and a modified Least Squares analysis was made.

The tests of the presence of interaction in the various series are set out in Table 4. Evidently the majority of the sets of comparisons show significant departure from a system of additive combination. Particularly interesting are

Table 4. *Test of additive combination of chromosomes by the method of least squares.*

Series	Wing		Thorax	
	Mean square of deviations	Error variance	Mean square of deviations	Error variance
R ₁	1.01	0.60	0.53**	0.12
C ₆	4.94**		1.43**	
R ₂	0.37	0.60	0.20	0.18
C ₁₀	1.86*		0.32	
N ₁	9.16**	0.48	2.14**	0.15
N ₂	1.23*		0.58**	
N ₂	0.52	0.21	0.20	0.11
R ₂	0.59		0.07	
N ₃	6.52**	0.60	0.33*	0.12
O ₁	3.47**		1.35**	
O ₂	4.45**	0.78	0.60	0.35
E ₄	42.10**		8.58**	
N ₃	2.27**	0.69	0.51	0.21
E ₄	41.50**		5.26**	

"Series" refers to the homozygous background in which the substitutions are carried out.

selected lines presents the same sort of phenomena as are shown in the present combinations.

The analysis can be carried a stage further by using a modification of the Least Squares analysis which enables us to separate the interaction variance into three components, attributable respectively to inconsistencies among the 6 single and double heterozygotes, and to deviations of the homozygote and triple heterozygote from the values expected on the basis of linear combination of chromosomes in the single and double heterozygotes. The equations to be solved by Least Squares become:

$$\begin{array}{lll}
 XAA = n+a & AXX = n+b+c & AAA = n-h_A \\
 AXA = n+b & XAX = n+c+a & XXX = n+a+b+c-h_x \\
 AAX = n+c & XXA = n+a+b &
 \end{array}$$

As before, a , b and c measure the average effects of making the first, second and third chromosomes heterozygous (when one other chromosome pair is already heterozygous), n is the expected size of AAA assuming linear combination of chromosomes, and h_A and h_x are the deviations of AAA and XXX below their expected values, assuming linear combination of chromosomes. After fitting the 5 constants there remain 2 degrees of freedom for deviations between actual and expected values, giving an interaction variance which measures inconsistencies

the cases in the E_4/O_2 , and E_4/N_3 comparisons with respect to thorax length, where substitution of chromosomes from one line in the background of another is associated with interaction, while the reciprocal exchanges are not.

It is interesting to compare these results with the effects of interchanging chromosomes between small lines, descended from selected strains, and unselected lines derived from the same initial population (ROBERTSON, 1954). The F_1 of such crosses closely resembled the larger parent in size, but in the Nettlebed series there was clear evidence of genetic interaction between non-homologous chromosomes, but none in the Edinburgh series. The chromosome analysis of the

in the substitution effects when one chromosome pair is heterozygous (i. e. within the group of 6 partial heterozygotes). This variance (I) and h_A and h_x give us the three components of the original interaction variance, and enable us to detect non-linear chromosome combinations within the group of single and double heterozygotes and in the homozygotes and triple heterozygote, respectively.

Table 5. *Estimates of substitution effects and interactions.*

$$\begin{aligned} a &= \frac{1}{2} [XAX + XXA - AXA - AAX] \\ b &= \frac{1}{2} [XXA + AXX - AAX - XAA] \\ c &= \frac{1}{2} [AXX + XAX - XAA - AXA] \\ n &= \frac{1}{3} [2(XAA + AXA + AAX) - (AXX + XAX + XXA)] \\ h_A &= n - AAA \\ h_x &= n + a + b + c - XXX \end{aligned} \left. \vphantom{\begin{aligned} a \\ b \\ c \\ n \\ h_A \\ h_x \end{aligned}} \right\} \text{S.E. of } h_A \text{ and } h_x = \sigma \sqrt{\frac{2}{3}}$$

where σ^2 is variance of a genotype mean.

Interaction variance (I) = $\frac{1}{18} (x^2 + y^2 + xy)$, with 2 degrees of freedom;

where $x = 2(AXX + XAA) - (XAX + AXA + AAX + XXA)$

$y = 2(XAX + AXA) - (AAX + XXA + XAA + AXX)$

σ^2 is the error variance for testing I.

The equations for obtaining the various estimates and their standard errors are set out in Table 5. Table 6 lists the components of interaction for the 13 series; these are tabulated in order of increasing difference between the fully heterozygous type (XXX) and the homozygous background (AAA) in which the substitutions are carried out.

Of the three components of interaction in the case of thorax length (Table 6) I is evidently the least important, so that there is comparatively little interaction between chromosomes substituted in a partially

heterozygous background. Several significantly negative values of h_x occur, suggesting that interactions in the triple heterozygote, tend to make it larger than would be expected from the size of the partial heterozygotes, while the most important interaction effects are associated with h_A , which is usually positive when significant. This implies that the homozygote tends to be smaller than the sizes of the partial heterozygotes would lead us to expect, suggesting that interactions between the different homozygous pairs of chromosomes in

Table 6. *Effect of the presence of heterozygous pairs of chromosomes on the degree of additive combination-thorax length.*

	AAA	XXX-AAA	Components of Interaction		
			h_A	h_x	I
N_2	103.9	1.1	-2.0**	0.1	0.2
N_2	105.7	1.5	1.0	-0.6	0.2
N_3	104.5	2.5	2.1**	-0.3	0.3
N_3	104.2	3.4	-1.5**	0.7	0.3
R_2	103.6	3.6	-0.2	-0.6	0.0
R_1	107.3	4.0	-0.1	-1.6**	0.4*
C_{10}	102.8	4.5	0.3	-1.7*	0.1
C_6	106.3	5.0	3.6**	-2.4**	0.3
O_2	102.2	5.1	-2.1*	0.8	0.2
E_4	101.9	5.4	6.4**	-2.9**	2.8**
E_4	100.9	6.1	9.1**	-4.3**	1.6**
O_1	98.8	8.8	1.8**	1.0	1.2**
N_1	96.0	9.0	4.0**	0.0	0.3

Single and double asterisks indicate significance at the 0.05 and 0.01 levels of probability.

the inbred lines are often partly responsible for their small size. Finally, it is of particular interest that significant interactions are most frequent with substitutions in the smallest lines, e. g. E_4 , O_1 and N_1 , and in cases where the greatest deviation XXX—AAA occurs.

The analysis of the interactions for wing length (Table 7), tells much the same story, except that there is a large interaction I for both tests with E_4 .

Table 7. *Effect of the presence of heterozygous pairs of chromosomes on the degree of additive combination — wing length.*

Series	(A)	XXX— AAA	Components of Interaction		
			h_A	h_x	I
N_2	207.0	2.1	—1.9	—1.1	0.7
N_2	212.7	0.9	2.0**	—0.6	0.2
N_3	208.6	4.0	5.8**	—2.6	2.6**
N_3	208.4	—1.6	—6.6**	5.2**	4.0**
R_2	203.9	9.7	—1.7	2.3	0.1
R_1	204.2	7.8	—1.8	—0.3	1.1
C_{10}	201.4	5.3	—1.0	—3.2*	0.1
C_6	204.7	7.3	4.7*	—3.4*	5.5**
O_2	192.0	14.0	—4.3*	3.9	0.3
E_4	196.3	9.7	18.3**	—9.5**	19.9**
E_4	196.0	16.6	19.2**	—7.8**	14.6**
O_1	184.8	22.0	1.9	2.1	3.8**
N_1	193.9	15.2	8.6**	—1.4	2.4**

Single and double asterisks indicate significance at the 0.05 and 0.01 levels of probability.

for both characters. Thus taking the first E_4 series for wing length and subtracting 196.3 units from all dimensions, we can compare the observed and expected sizes of AAA and XXX as follows:

	Observed size	Expected size
XXX	9.7	$9.7 + h_x = 0.2$
AAA	0	$0 + h_A = 18.3$
XXX—AAA	9.7	—18.1

thorax length for the two E_4 series. In these cases all three components of interaction are substantial, and the attempt to locate the genotypes which are the main sources of interaction fails.

It is of particular interest that the degree of interaction may be very different when chromosomes from different lines are substituted in the same line. Thus N_2 , N_3 and E_4 have each been used in two such tests. Only in the case of substitutions in E_4 do the estimates of h_A , h_x and I run parallel. In the others, the estimates of h_A are opposite in sign and generally significantly different. On theoretical grounds, we might expect that such effects are more typical of substitutions from lines drawn at random than the consistency of the effects of substitutions on E_4 , but this problem requires more detailed study.

Summing up, groups of genotypes of a series AAA→XXX tend to show interaction between non-homologous chromosomes particularly when the homozygote

Evidently the estimates of each chromosome substitution effect are very inconsistent for chromosomes of E_4 , even when made in a partially heterozygous background. There is also more evidence of interactions in the partial heterozygotes in other series for wing length than for thorax length.

The two E_4 series show particularly striking inconsistencies in the substitution effects

Although the triple heterozygote is larger than the homozygote, substitutions of the form (X—A) in a partially heterozygous background reduce size, so that the expected value of XXX is much less than that of AAA. Similar results are obtained with both wing and

AAA is small or the difference XXX—AAA is large, and in these cases the major source of interaction is usually a reduction of size in the homozygote, with some tendency for the triple heterozygote also to be larger than we should expect from substitution estimates made in a partly heterozygous background.

ii) *Egg production.* Fewer experiments are available for study of the effects of chromosome substitution on egg production than for size. The analysis is carried out in exactly the same way; except that the data have been transformed to natural logarithms for the reasons discussed above. Applying the general Least Squares test, we find that half the comparisons show significant departure from an additive scheme (Table 8). Egg production and size agree, therefore, in providing examples of both additive and non-additive combination of non-homologous chromosomes. It will be noted that the error variance is particularly large in the experiment involving the N_1/N_2 substitutions. High phenotypic variability is often encountered in the study of egg production and presumably depends largely on uncontrollable variations in the nutrition of the larvae.

The results of the more discriminating least squares analysis are set out in Table 9, following exactly the same scheme as for size. The most striking feature of the Table is that h_A is consistently positive, even in series where the interactions are not statistically significant. Hence, there is good evidence that the performance of homozygotes is lower than might be expected from the partial heterozygotes with even greater consistency than in body size. The interaction variance is insignificant in all except one case, while h_x , although not statistically significant, tends to be negative. Thus it appears that the attributes of the homozygous combinations are chiefly responsible for the occurrence of interaction, and interaction among the heterozygotes, though sometimes present, is relatively less important. There are indications of the same trend as that reported for size, namely h_A tends to be correlated with the difference between the homozygous and fully heterozygous type (XXX—AAA), and lines with the lowest egg output tend to be associated with higher values of h_A . Hence homozygous

Table 8. *Least squares test of additive combination of chromosome effects on egg production. Units of 10 log e (eggs per day).*

Series	Mean square of deviations	Error variance
R_1	9.17**	0.69
C_6	3.23**	
R_2	2.97**	0.64
C_{10}	0.85	
N_1	1.80	1.96
N_2	7.10**	
N_2	0.42	1.06
R_2	0.53	

The comparisons are expressed in units of 10 log e (egg output) for ease of reference. There are 4 degrees of freedom in all series other than that relating to substitutions of C_{10} chromosomes in R_2 background, where there are only 3.

Table 9. *Effect of the presence of heterozygous pairs of chromosomes on degree of additive combination — egg production (Units of 10 log e daily output).*

Series	AAA	XXX—AAA	Components of Interaction		
			h_A	h_x	I
N_2	38.2	4.35	1.20	—0.84	0.07
R_2^{**}	38.0	4.56	2.06**	—1.35	0.26
N_1	38.3	4.88	3.09	—1.47	1.80
C_6^{**}	33.8	8.86	2.31	0.51	4.77**
R_1^{**}	32.4	10.29	8.45**	—0.41	1.29
N_2^{**}	32.8	10.45	7.74**	—1.93	2.06
C_{10}	33.6	10.50	1.18	1.20	0.59

It may be noted that on this scale an addition of 4 units represents a 50% increase in egg output.

There are indications of the same trend as that reported for size, namely h_A tends to be correlated with the difference between the homozygous and fully heterozygous type (XXX—AAA), and lines with the lowest egg output tend to be associated with higher values of h_A . Hence homozygous

genotypes which are responsible for low egg production are particularly associated with the interactions observed in chromosome exchange and the presence of at least one heterozygous pair of chromosomes tends to establish conditions which are more favourable for additive combination of chromosomes. It will be noted where the line N_2 occurs in two tests, that h_A is insignificant in one, highly significant in the other, and that the performance of the homozygote is considerably lower in the second test. It is unlikely, however, that the significant value of h_A is attributable to the low value of h_A alone in the latter case, since the general level of egg production of different genotypes often shows parallel fluctuation in successive tests, due presumably to differences in the constitution of the different batches of medium and the growth of the yeast with which it is seeded. Hence these contrasts may probably be taken as a further illustration of the different degrees of interaction often encountered when chromosomes from different lines are substituted in the same background.

b) Variability.

i) *Body size.* The phenotypic variation between individuals of a single genotype reflects their sensitivity to the variation of external conditions. There is good evidence, relating to a variety of characters, that inbred lines are more variable than the crosses between them (GOWEN and JOHNSON, 1946; MATHER, 1950; ROBERTSON and REEVE, 1953b; REEVE and ROBERTSON, 1953), and our earlier chromosome analyses demonstrated an inverse relation between the variability of body size and the level of heterozygosity, as measured by the number of heterozygous pairs of chromosomes. KARP (1940), according to the summary given by LERNER — we have so far been unable to study this paper — studied the effects of making different lengths of chromosomes I and III homozygous with the aid of recessive markers and found a general relation between heterozygosity and variability although discrepancies were noted. There was also a tendency for higher egg production to be associated with a lower coefficient of variation. However the coefficients of variation, which are quoted, are extremely large (59—122) and raise difficulties of interpretation. The present experiments take the analysis of this problem a stage further.

The analysis of the variability is based purely on the variation within cultures. The variance of wing and thorax length has been expressed in squared coefficients of variation, which is equivalent to using a logarithmic transformation, but for egg production the data were transformed to natural logarithms. The variability of corresponding types has been averaged over all experiments and tabulated in order of increasing heterozygosity in Tables 10 and 11. The analysis for wing and thorax length, given in Table 10, shows the familiar reduction of variability in crosses between inbred lines, compared with the parent lines — a reduction on the average of 40% for thorax length and 27% for wing length. Comparing the averages for genotypes with particular chromosomes heterozygous, it will be seen that the presence of a single pair of heterozygous chromosomes always causes a marked decline in variability below the level of the homozygote, but there is little sign of any further reduction when a second chromosome pair is made heterozygous. The variance is, however, further reduced in the triple heterozygotes. The exact relationship between

Table 10. *Variability of wing and thorax length in relation to the number of heterozygous pairs of chromosomes.*

Chromosome pairs heterozygous	Number of types tested	Squared % coefficient of variation			
		Average variability		Percentage reduction in variability	
		Wing	Thorax	Wing	Thorax
O	14	2.30	2.79		
I	13	1.87	2.13		
II	14	1.92	2.02		
III	14	1.54	2.39		
<i>Average</i>		1.78	2.18	23	22
I + II	14	1.94	2.43		
I + III	14	1.87	2.15		
II + III	14	1.76	1.86		
<i>Average</i>		1.85	2.15	20	23
I + II + III	7	1.68	1.67	27	40

Table 11. *Average variance and mean of log egg production for different levels of heterozygosity.*

Units of 10 log e (daily egg production).		
Chromosome pairs heterozygous	Variance	Mean
O	26.7	35.7
I	6.8	38.8
II	4.4	41.0
III	3.2	42.4
<i>Average</i>	4.77	
I + II	4.4	39.9
I + III	3.0	42.3
II + III	3.7	43.1
<i>Average</i>	3.70	
I + II + III	2.47	43.7

variance and level of heterozygosity cannot be judged from these figures, since a small part of the variance in the partial heterozygotes may be genetic, due to segregation of the uncontrolled fourth chromosomes.

Turning now to egg production (Table 11), we find a striking inverse relation between variability and number of chromosome pairs heterozygous. The variance of the homozygote is reduced by about 80% when a single pair of chromosomes is made heterozygous, and a further steady (though much less rapid) decline in variance occurs as the number of heterozygous pairs of chromosomes increases from 1 to 3. There is even a tendency among the single heterozygotes for the variance to decrease in the order I, II, III, i. e. as length of chromosome heterozygous increases, although such a tendency is not visible in the variance of body-size. It should be noted that the variance of fecundity in Table 11 (units of 10 log e daily output) must be multiplied by 100 to bring it on to the same relative scale as the variance of size in Table 10 (units of $(100\sigma/m)^2$), so that the relative variance of fecundity is about 200 times as great as that of body-size.

It is clear from these results that the mean, variance and level of heterozygosity are all inter-related in the case of each character, in that the mean generally increases and the variance falls as heterozygosity increases; and it is therefore of interest to attempt to separate the effects on variance of variations in mean and in level of heterozygosity, by a partial regression analysis. For this purpose, we note that 14 of the 15 genotypes provided by each experiment (as listed in Table 1) can be grouped in pairs such as (AAA, BBB), (XAA, XBB), (XXA, XXB), etc., such that the two genotypes of a pair are identical for their heterozygous chromosomes and carry respectively A and B homozygotes for the rest. This gives seven pairs and the unpaired triple heterozygote XXX, making eight groups in all. If y is a suitable measure of the variance of a genotype, and x of its mean, we can calculate the regression of y on x both within pairs of genotypes of equal heterozygosity and between pair-means (XXX being considered as a pair mean).

The within-pair regression is a partial regression of variance on mean, with level of heterozygosity held constant, and may be compared with the regression on the pair averages, for which both mean and heterozygosity vary. Further, the level of heterozygosity (H) may be roughly measured in terms of length of chromosome heterozygous, and the partial regression of variance on mean, with H constant, calculated within and between pairs, can be compared. This comparison, together with the between-pair regression of variance on H, should give some idea of the independent effects of mean and heterozygosity on variance.

This analysis has been confined to fecundity and thorax length, since wing length adds little to the latter. Both variables are measured in logarithmic units, for reasons given earlier, and the variance has been measured as $y = \log \bar{e} s$, where s is the standard deviation for any genotype. Weighted mean squares of y are calculated, the weights being the numbers of degrees of freedom of s , so that the mean squares have the expected value of 0.5. The use of $\log \bar{e} s$ reduces the effect of the rather striking non-linear trend of variance of fecundity with increasing heterozygosity, shown in Table 11. H has been taken as proportional to the metaphase chromosome length heterozygous (after GOWEN, 1952), I, II and III being rounded off as 3.1, 4.4 and 5.6 units. No significant differences between experiments were found, and the mean squares etc. were pooled within experiments.

The analysis is summarised in Table 12, and gives the regression and residual mean squares, with their degrees of freedom (D. F.) and some regression coefficients (b). Rows are numbered for easy reference. (A) shows the analysis within pairs of genotypes of equal heterozygosity, and (B) and (C) give two ways of looking at the regression of variance on mean and H for pair averages, in which we take H and the mean, respectively, as the primary variate.

Table 12. *Regression of $\log \sigma$ on mean and level of heterozygosity* (All variances pooled within experiments).

Source of variance	Thorax length			Daily egg output		
	D. F.	Mean square	b	D. F.	Mean square	b
(A) <i>Within Pairs of Equal Heterozygosity</i>						
(1) Regression on mean . .	1	2.54	—0.028	1	1.00	—0.37
(2) Remainder	47	0.91**		25	1.07**	
(3) Theoretical error	—	0.50		—	0.50	
(B) <i>Between Pair Averages</i>						
(4) Linear regression on H .	1	10.6**	—0.017	1	24.0**	—0.05
(5) Partial regression on mean	1	4.0*	—0.048	1	31.2**	—1.45
(6) Remainder	46	1.33		24	1.25	
(C) <i>Between Pair Averages</i>						
(7) Linear regression on mean	1	14.5**	—0.054	1	52.0**	—1.07
(8) Partial regression on H .	1	0.1	—0.003	1	3.2	+0.03

* Statistically significant at 1 in 20 level.

** Statistically significant at 1 in 100 level.

(A) shows that the regression within pairs is negative, but not significantly so, for both characters; hence the environmental variance has a slight tendency to decrease as the mean increases without changing the heterozygous chromosomes. The analysis of pair averages differing in heterozygosity (B and C) shows that the variance has a strong negative correlation with both H and mean (items 4 and 7). The mean and H are highly correlated ($r = +0.8$ for both characters), so that their independent effects are hard to separate; but if we keep H constant there remains a significant negative correlation between variance and mean (5), while keeping the mean constant leaves no significant partial correlation between variance and H (8). This does not appear to be caused by H being an inadequate measure of chromosome length, since it turns out that no other choice of lengths will noticeably increase the linear regression of variance on H.

Thus both the within-pair and between-pair analyses suggest that the variability is still negatively correlated with the mean, when the level of heterozygosity is held constant, although the between-pair partial regression is greater than that within pairs, particularly in the case of fecundity. These results suggest that the crude level of heterozygosity is not the only factor affecting variability, but that specific heterozygous gene combinations are also of importance in determining the level of both mean and variability. In addition it will be noted that there is some heterogeneity in the residual variance for both the within-pair and between-pair analyses (2 and 6) when compared with their theoretical values (3), for both characters. This suggests the existence of genetic effects on variability unconnected with mean or level of heterozygosity; but segregation of the uncontrolled fourth chromosome may contribute to this effect. Finally, it is significant that two such different characters show very similar inter-relations between the three variates.

Some additional evidence suggests that a negative correlation between variance and mean also occurs, when the mean is varied by environmental changes. The data refer to several experiments in which samples of the wild *Crianlarich* stock were reared in a series of replicates and the flies were measured and their egg production recorded. The flies, in any experiment, represent random samples from the same population, and differences between cultures may be attributed primarily to environmental causes. The between-culture regression of variability on the Mean, calculated in the same terms as above, is negative and clearly significant ($b = -1.71 \pm 0.16$, D. F. = 70) for egg production, and negative, although not significant for thorax length ($b = -0.03 \pm 0.04$).

We thus have some evidence of parallel tendencies in genetic and environmental variations, in the sense that both genetic and environmental changes which increase the mean tend to reduce the variability.

c) Relative effects of different chromosomes.

As we have seen already, there is a high correlation between the degree of heterozygosity, measured in terms of metaphase chromosome length, and both mean and variance. It is not possible to reduce significantly the residual variance in the partial regression of variability on heterozygosity, holding the mean

constant, by choice of alternative estimates of chromosome length. It is therefore of interest to bring together all the available estimates of the relative activity of the different chromosomes for the different characters. Simple least squares estimates of chromosome length, using all genotypes of a series, have been taken, e. g.

$$I = \frac{1}{4} [XAA + XAX + XXA + XXX - AAA - AAX - AXA - AXX]$$

and the averages are expressed as percentages of the average effect of III in Table 13. These least squares estimates seem to be most appropriate, in spite of the occurrence of interaction, since they include estimates in the greatest variety of genetic backgrounds. The estimates based on the means are consistent for the three characters, and only one of the, doubtless less reliable, estimates based on variance, shows much disagreement with them. There is, therefore,

Table 13. *Relative chromosome substitution effects.*

Chromosome	Effects on Mean			Effects on Variance			Metaphase length (Gowen)
	Wing length	Thorax length	Egg output	Wing length	Thorax length	Egg output	
I	20	18	23	30	27	53	56
II	59	51	65	61	163	59	79
III	100	100	100	100	100	100	100

little evidence of difference in the distribution between the chromosomes of genes which affect size and egg production, a fact which rather suggests that the number of gene differences involved is large. Genetic differences in II and I appear to be about 60% and 20% as effective as genetic differences in III, in contrast to their relative metaphase length of 79% and 56%, so that the X-chromosome appears to have only about half as much activity per unit length as autosomes. This may well be connected with the presence of single and double doses of the X-chromosome in males and females and the possible advantages of a restriction of sex-linked effects.

The present analysis may be compared with the data of STRAUS (1942) which have been summarised by GOWEN (1952), and which consist of a study of the effects on egg production of all combinations of major chromosomes from a pair of inbred lines, which showed heterosis when crossed. No interactions between non-homologous chromosomes were detected; the greatest effect was associated with the substitution of II and this was regarded as consistent with estimates of chromosome length based on per-cent visible loci and cross-over units. However, the present experiments, which have demonstrated both interaction and its absence in different tests, suggest caution in generalising from the effects of combining chromosomes from a single pair of lines, with respect to both the occurrence of interaction and relative chromosome activity. Chance must obviously play a large part in deciding the distribution along the chromosomes of gene differences in any two inbred lines, and the relation between chromosome length heterozygous and mean character expression could not be expected to have much significance when calculated for substitutions between two lines only. It is worth noting, too, that the error variance in STRAUS' experiments, due presumably to uncontrolled environmental variation, was much greater than in the present tests, and this would naturally lessen the chance of detecting statistically significant interactions.

Discussion.

Body size and egg production represent two "characters" in the sense that variation in each can be separately evaluated in quantitative terms. Since they constitute different aspects of the integrated, adaptive responses of the animal, we might expect that variation in either character will have a somewhat different significance in relation to adaptation generally. Thus ability to produce more rather than fewer eggs, even under adverse conditions, would appear to be an adaptive asset; variation in body size is related to fitness more indirectly (and it is by no means obvious whether natural selection tends to favour a maximum or intermediate size). Such contrasts in the economy of the animal may be reflected in the qualities of both genetic and environmental variation with respect to the different characters. There is an obvious difference between them in the relatively greater sensitivity of egg production to environmental variability, especially variation in larval nutrition, even, under our culture conditions which are generally favourable for rapid growth, and it is of interest to look for contrasts in genetic behaviour as well.

Body size and egg production both decline with inbreeding, and when inbred lines are crossed the F_1 generally falls within the range of variation encountered among the individuals of outbred stocks but there is little doubt that size is relatively less affected than egg production. Thus, judged by thorax length, body weight may decline by anything between 0 and 30%, while egg production is usually reduced by more than 50% when newly established wild stocks are inbred. Random fixation of genes which affect egg production is unlikely, since homozygous combinations which reduce egg production too much will be selected against during inbreeding; it is possible that comparable selection is less important in relation to body size. Evidently then, egg production may be regarded as far more sensitive than body size to both environmental and genetic changes.

In view of the widespread evidence of interaction between non-homologous chromosomes, revealed in the course of chromosome exchange between lines, it is clear that the heterosis which appears in crosses cannot be generally accounted for in terms of the summation of independent effects of dominance or over-dominance; this supports the conclusions derived from a somewhat different method of chromosome analysis, already described (ROBERTSON and REEVE 1953). Such analyses can, of course, only detect interaction between unlinked genes: but there is little doubt that the same sort of interaction occurs between linked genes as has been shown for genes located on non-homologous chromosomes. It appears that gene interactions play an important part in the genetic control of typical quantitative characters so that the effect of any gene substitution is likely to be far from constant when the genetic background is changed.

If we measure the heterosis in a cross by the deviation of the F_1 from the mid-parental level, there appears, in the case of body size, to be an association between the extent of such heterosis and the likelihood of detecting genetic interaction in the course of exchanging chromosomes between the lines. Such interactions are detected most clearly when both lines are particularly small, or when chromosomes from a larger line are substituted in the background of a smaller one. In one set of reciprocal exchanges, i. e. between the lines R_1 and

C_6 , where the parents are comparatively normal in size, significant interactions are encountered; in this case the F_1 apparently exceeds the average size of wild stocks.

Analysis of the effects of chromosome exchanges on egg production provides parallel indications. There is a consistent tendency for the full homozygotes to have a lower egg production than we should expect from estimates based on chromosome substitutions made in a partially heterozygous background (h_A is always positive). Moreover the homozygotes with the lowest output generally show the most marked interaction, since they deviate most from expectation. It must be remembered that study of the effects of whole chromosomes greatly underestimates the variety and extent of genetic interaction generally, but, since the properties of whole chromosomes are assumed to reflect the properties of the genes they carry, the degree of interaction between chromosomes may be taken as a rough, but reasonably reliable guide, to the occurrence of interaction between genes.

Evidence for gene interaction, in studies of genetic variation, generally implies that the effect of a given gene substitution is not constant, but may be enhanced, reduced or inhibited according to the genetic background. The genetic interactions revealed in these experiments do not appear to be of a haphazard nature. The second least squares test suggests that a good deal of, but by no means all, the responsibility for such interaction may be attributed to the properties of the homozygous combinations. The substitution of even a single chromosome from another line tends, on the average, to create conditions which favour a more additive combination of chromosome effects.

In view of the one way effect of inbreeding on size and egg production, it is hardly surprising to find an average relation between the increase towards the normal level of outbred stocks and the level of heterozygosity, as measured by length of metaphase chromosome. But such an average relation conceals a variety of individual differences in relative effect of corresponding substitutions in different series. Thus, in some cases, the presence of a single heterozygous pair of chromosomes, in an otherwise homozygous background, raises the level of one or other character to that of the cross between the two lines from which the chromosomes are drawn. The general tendency for single substitutions to return most of the way to the level of the fully heterozygous type is most evident for egg production and rather less so for size, in which the highest level is sometimes associated with the fully heterozygous combination. When chromosomes from two different lines are substituted in the same homozygous line, the degree of interaction may be very different, although there is one example of consistency with respect to body size.

A further line of evidence is provided by the marked negative correlation of environmental variability with both mean and level of heterozygosity, for the two characters. The inter-relations of the three variates are difficult to disentangle, in view of the high positive correlation between mean and index of heterozygosity (metaphase chromosome length heterozygous). But variations in heterozygosity are not able to account for all the differences in variability among the genotypes, or for all the correlation between variability and mean, while there is no remaining correlation between variability and heterozygosity,

when the mean is held constant. This suggests that crude level of heterozygosity is not the only factor determining variability, but that specific heterozygous gene combinations are also of importance in controlling the level of both mean and variability.

For egg production there is also evidence of an inverse relation between mean output and variability, when the latter is primarily of environmental origin. There is no sign of this in body size, but it must be remembered that the same range of environmental variation has less effect on size than egg production. The association of effects — more normal size or egg yield, decline in variability and diminished evidence of genetic interaction — evidently all stem from the replacement of homozygous by heterozygous combinations, and we must consider the wider implications of these apparent inter-relations.

Inbreeding highly heterozygous wild stocks produces a genotype not likely to arise as a result of the normal processes of segregation, and leads to less favourable conditions for normal development which results in diminished size and egg production and increased sensitivity to environmental variation. It could be maintained that inbreeding destroys the original "genetic balance" while outcrossing restores it. But to use such a term as "genetic balance" begs the main question and throws no light on the basis for regularities associated with inbreeding, outcrossing and chromosome exchange. These are, however, raw material for any attempt to understand the genetic attributes of adapted wild stocks.

These experiments have focussed attention on the effects of heterozygous, as opposed to homozygous, combinations. Presumably size and egg production may be influenced by loci distributed over all chromosomes; hence increase in the number of heterozygous pairs of chromosomes is equivalent to making numerous gene substitutions. It does not follow that normal size or egg production can only be attained with heterozygous gene combinations. Thus, as noted earlier, the average reduction in size by inbreeding is small, while, by selection, followed by inbreeding, it has been possible to establish a number of homozygous lines which exceed the average size of the parent stocks (ROBERTSON and REEVE, *in the press*). It is likely that characters differ with respect to the variety of homozygous combinations which are consistent with a normal level of performance and this will be reflected in the average response to inbreeding as in the contrasted behaviour of size and egg production. It is significant that the latter appears to be relatively more sensitive than body size to environmental variation. A high level of egg production provides a stringent test of the animal's efficiency in the rapid conversion of nutrients and makes exacting demands on environmental conditions; we might expect such a character to be relatively more sensitive to genetic changes than body size. It is a reasonable inference that it would be relatively more difficult to find homozygous combinations which are consistent with normal egg production than is the case for body size.

These considerations are not intended to underrate the possible importance of heterozygous gene combinations, but rather to underline the qualifications which must be borne in mind, when interpreting the results of the chromosome analysis. Since heterozygous combinations involve greater genetic diversity, it could be argued that they are therefore more likely to approximate to the genetic

conditions for normal growth which appear to be consistent with a great variety of gene combinations. The recent work of DOBZHANSKY and WALLACE (1953) and WALLACE et al. (1953) has demonstrated a great wealth of genetic variation in *Drosophila* populations and our experience with body size supports their findings.

The relative importance of specific heterozygous combinations is likely to vary with the genetic background and the more unfavourable the genetic background for normal development, the greater the superiority, on the average, of heterozygous combinations. This is consistent with the evidence that the most striking interactions are associated with the substitution of chromosomes in lines of smaller size and lower egg production. The present viewpoint differs from that of Lerner (1954) who regards heterozygosity per se as the essential key to both high level of performance of adaptive characters and the reduction in sensitivity to external conditions.

In general, as the genotype changes in the direction of smaller size or lower egg production, the greater the evidence for genetic interaction. Gene combinations which favour normal performance and which reduce the importance of interaction will be responsible for a reduction in the phenotypic variability if many loci are heterozygous, and this has an obvious bearing on the interpretation of genetic variability of quantitative characters in wild stocks. Inbreeding, leading to more or less random fixation, is likely to cause changes which make segregation of genes at unfixed loci more evident than is normally the case, especially if the genetic changes are generally unfavourable. Thus the interpretation of phenotypic variation in populations undergoing inbreeding is likely to be particularly difficult; fixation tends to reduce variation due to segregation, but is also likely to be accompanied by an increase in the phenotypic effects of segregation, and, also, an increase in the sensitivity to environmental conditions.

The genetic control of differences in sensitivity to external conditions merits more detailed study, since interpretations will vary somewhat according to the nature of the environmental variation and the way in which it influences the phenotypic level of size or egg production. Such variation may be effective at all stages of development, but some stages are likely to be more influenced than others by the sort of variation encountered in a given series of experiments. The increase in sensitivity to environmental conditions with genotypes which lead to lower levels of performance, and which are also associated with increased evidence of genetic interaction, suggests that the developmental processes of these genotypes are subject to limitations arising possibly from the slower rate of basic reactions or increased competition for nutrients. Changes, either of genetic or external origin, are likely to lead to disproportionately large effects in such a situation. In general, the relative importance of environmental variation in the outbred population is likely to provide a reasonable guide to the resistance to inbreeding of different characters.

Although body size and egg production represent different aspects of adaptation, the present experiments indicate similarity in the general properties of the genetic variation which determines their levels of expression. The phenomena encountered in the chromosome analyses of size appear in more exaggerated

form in egg production, which is more sensitive to external conditions and suffers a greater decline with inbreeding, while individual substitutions in homozygous backgrounds return relatively further towards the normal level. It is possible that the level of egg production may provide a better measure of the rate and efficiency of growth than body size, and this naturally raises the question as to how far the genetic conditions which favour the normal level of both characters are the same or different. However further discussion must await the outcome of experiments designed to throw further light on this problem.

Acknowledgements.

We wish to thank Miss EVELYN DAVIDSON and Miss ALEXA HUNTER for technical assistance and Mr. CHARLES MARR for assistance in computation.

Summary.

1. Reciprocal substitution of the major chromosomes between pairs of unselected inbred lines has been used to study the origin of the heterosis for body size and egg production which occurs in crosses between lines. The effects have been analysed in seven crosses for wing and thorax length and in four crosses for egg production.

2. With the aid of autosomal, marked recessives and appropriate crosses, fifteen of the possible twenty-seven genotypes have been prepared for each pair of lines. These comprise the twelve types with either a single or double substitution in the genetic background of either line, the fully heterozygous F_1 and the two homozygous parent lines; only females have been studied. For analyses this array can be treated as two groups of eight genotypes, including the substitution of chromosomes from line A in the background of the other, B, and vice versa, with the triple heterozygote (XXX) common to both groups.

3. A general least squares test indicates the occurrence of widespread interaction between the effects of substituting non-homologous chromosomes on wing and thorax length and also egg production. Hence the heterosis of the crosses cannot be accounted for in terms of the summation of the independent effects of dominance or over-dominance.

4. Further analysis indicates that the most striking interactions tend to occur in the homozygotes, and result in these being smaller and laying fewer eggs than would be expected from the behaviour of the partial heterozygotes. There is also some tendency for the triple heterozygotes to perform a little better than predicted, while in a few cases interactions occur when substitutions are made in a partially heterozygous background. Significant interactions are generally most frequent when chromosomes are substituted in lines with particularly low values of size or egg production.

5. The environmental variance of the genotype shows a high negative correlation for each character with both mean and an index of heterozygosity based on length of chromosomes heterozygous. The variance and mean still show some negative correlation when the index of heterozygosity is held constant, but if the mean is held constant there is no significant residual correlation between variance and heterozygosity. It is concluded that the crude level of heterozygosity is not the only factor determining the level of environmental

variability but that other genetic changes which affect the mean also tend to affect the variance inversely.

6. An estimate of the relative activity of chromosomes I, II and III as they affect the mean and variability of each character can be derived from their average substitution effects in all the lines. These estimates for the three characters are very similar and suggest that the activities of III, II and I are roughly in the proportion of 100:60:20. Thus for III and II activity is nearly proportional to metaphase chromosome length, while the activity for I is probably lower.

7. The inter-relations between mean, variability and level of heterozygosity are discussed and attention is drawn to the following points:

i) In spite of being rather different "characters" body size and egg production present the same picture in terms of the nature of the genetic interaction.

ii) During the course of inbreeding the genetic variance will probably decline less rapidly than the level of heterozygosity, due to gene interactions becoming more marked as the background becomes more homozygous. At the same time the environmental variance will be increasing.

iii) The genetic control of sensitivity to environmental conditions merits closer study, since this is likely to throw light on the genetic conditions which favour a high level of performance in adaptive characters.

References.

- DOBZHANSKY, T., and B. WALLACE: The genetics of homeostasis in *Drosophila*. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. **39**, 162 (1953). — GOWEN, J. W.: Hybrid vigour in *Drosophila*. *Heterosis*. Ames, Iowa 1952. — GOWEN, J. W., and L. E. JOHNSON: On the mechanism of heterosis. I. Metabolic capacity of different races of *Drosophila melanogaster* for egg production. Amer. Naturalist **80**, 149 (1946). — HANSON, F. B., and F. R. FERRIS: A quantitative study of fecundity in *Drosophila melanogaster*. J. of Exper. Zool. **54**, 485 (1929). — KARP, M. L.: Inbreeding and heterosis. Bull. Acad. Sci. U.R.S.S. (sc. biol.) **1940**, 219. — LERNER, I. M.: *Genetic homeostasis*. Edinburgh: Oliver & Boyd 1954. — MATHER, K.: The genetical architecture of heterostyly in *Primula sinensis*. Evolution (Lancaster, Pa.) **4**, 340 (1950). — REEVE, E. C. R., and F. W. ROBERTSON: The analysis of environmental variability in quantitative inheritance. Nature (Lond.) **171**, 874 (1953). — ROBERTSON, F. W.: Studies in quantitative inheritance. V. Chromosome analysis of crosses between selected and unselected lines of different body size in *Drosophila melanogaster*. J. Genet. **52**, 494 (1954). — ROBERTSON, F. W., and E. C. R. REEVE: Studies in quantitative inheritance. I. The effects of selection of wing and thorax length in *Drosophila melanogaster*. J. Genet. **50**, 414 (1952a). — Heterozygosity, environmental variation and heterosis. Nature (Lond.) **170**, 296 (1952b). — Studies in quantitative inheritance. IV. The effects of substituting chromosomes from selected strains in different genetic backgrounds. J. Genet. **51**, 586 (1953). — Studies in quantitative inheritance. VII. Crosses between strains of different body size in *Drosophila melanogaster* (in press). — ROBERTSON, F. W., and J. H. SANG: Ecological determinants of population growth in a *Drosophila* culture. I. Fecundity of adult flies. Proc. Roy. Soc. B **132**, 258 (1944). — SHAPIRO, H.: The rate of oviposition of the fruit fly *Drosophila*. Biol. Bull. Mar. Biol. Labor. Wood's Hole **63**, 456 (1932). — STRAUS, F. S.: The genetic mechanism of heterosis as demonstrated by egg production in *Drosophila melanogaster*. Ph. D. Thesis Iowa State College Library, Ames, Iowa 1942. — WALLACE, B., J. C. KING, C. V. MADDEN, B. KAUFMANN and E. C. MCGUNNIGLE: An analysis of variability arising through recombination. Genetics **38**, 272 (1953).

Dr. FORBES W. ROBERTSON and Dr. E. C. R. REEVE, Institute of Animal Genetics,
West Mains Road, Edinburgh 9, Great Britain.

Aus dem Botanischen Institut der Universität Erlangen.

DIE ELIMINIERUNG VON AUSTAUSCHGONEN BEI OENOTHEREN. I.

Von

HANS HUBER.

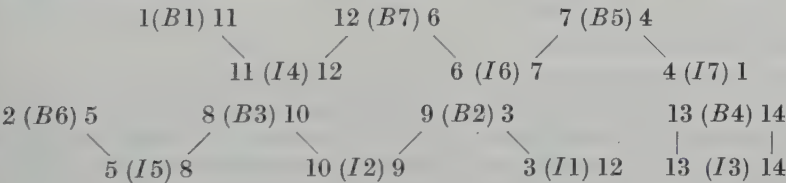
Mit 10 Textabbildungen.

(Eingegangen am 27. November 1954.)

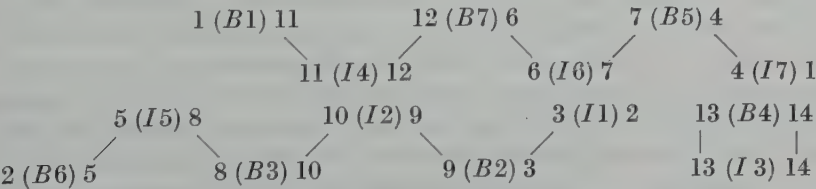
A. Einleitung.

Oenothera Berteriana und *Oenothera odorata* aus der Sektion *Raimannia* sind isogame Komplexheterozygoten im Sinne RENNERS. *Oe. Berteriana* überträgt durch Pollen und Eizellen die Komplexe *B* und *l*, *Oe. odorata* die Komplexe *v* und *I*. In der Kreuzung $B \cdot l \times v \cdot I$ erhalten wir $B \cdot I$, $l \cdot v$ und $l \cdot I$. $B \cdot v$ fehlt, weil die *B*-Samenanlagen die *v*-Schläuche nicht chemotropisch anziehen. In der reziproken Kreuzung $v \cdot I \times B \cdot l$ tritt die $B \cdot v$, wenn auch nicht gerade häufig, auf. Dafür fehlt die $l \cdot I$, die mit *odorata*-Plastiden nicht lebensfähig ist.

Die Chromosomenanordnung bei der $B \cdot I$ in der Diakinese von 25 Pollenmutterzellkernen wurde noch einmal ermittelt. Einwandfrei wurden zwei Sechserringe und ein freies Paar ($6 + 6 + 2$) gefunden. Frühere diesbezügliche Untersuchungen SCHWEMMLES (1938) und HAUSTEINS (1952) finden damit ihre Bestätigung.



In der Metaphase der Meiosis werden die Chromosomen in der schematisch dargestellten Zickzackanordnung eingeordnet. Die durchnummerierten 7 *B*- und 7 *I*-Chromosomen haben dabei die von HAUSTEIN ermittelten Endenbezeichnungen. Nach den bisherigen Ergebnissen an Formen mit mehreren Chromosomenringen ist (wie z. B. bei dem *Oenotherenbastard l · ha*, vgl. SCHWEMMLE und ZINTL, 1938) auch bei der $B \cdot I$ ein Aufspalten zu erwarten, denn es ist ja noch folgende zweite Chromosomenanordnung möglich:



Demnach müßten außer den beiden ursprünglichen Komplexen *B* und *I* noch zwei neue, durch Austausch von 3 *B*- gegen 3 *I*-Chromosomen entstandene

Komplexe, die mit B' und I' bezeichnet werden, zu finden sein. Der Chromosomenbestand der 4 möglichen Gametensorten wäre also:

$B1$	$B7$	$B5$	$B6$	$B3$	$B2$	$B4$	}	ursprüngliche Gameten B und I
$I4$	$I6$	$I7$	$I5$	$I2$	$I1$	$I3$		
$B1$	$B7$	$B5$	$I5$	$I2$	$I1$	$B4$	}	Austauschgameten B' und I'
$I4$	$I6$	$I7$	$B6$	$B3$	$B2$	$I3$		

Das Vorhandensein des freien Paares ermöglichte eine weitere unabhängige Spaltung.

Diese 4 Typen müßten, falls die oben angegebenen Einordnungen der Ketten in der Metaphase der Meiosis gleich wahrscheinlich sind, gleich häufig sein. Jedoch wurde für die $B \cdot I$ weder in Selbstungen noch Kreuzungen eine Spaltung gefunden. Es konnten immer nur die ursprünglichen Komplexe B und I nachgewiesen werden, nicht aber die Austauschkomplexe B' und I' . Nichts deutete auf eine durch das freie Paar bedingte Spaltung hin (SCHWEMMLE 1938).

Dieser auffallende Befund sollte durch die Aufzucht mehrerer Kreuzungen mit der $B \cdot I$ ♀ nochmals eingehend überprüft werden. Bei seiner Bestätigung waren Untersuchungen über den Verbleib der Austauschgonen anzustellen.

Drei Möglichkeiten waren zu prüfen:

1. Die Samenanlagen, deren Eizellen die Austauschkomplexe vererben, ziehen die Pollenschläuche nicht chemotropisch an.
2. Die Austauschgonen sterben zu einem dann festzustellenden Zeitpunkt ab. Es fehlen also die befruchtungsfähigen Samenanlagen mit Eizellen, die die Austauschkomplexe vererben. Gleiches gilt für die Pollenkörner.
3. Die beiden Ketten und das freie Paar werden ausschließlich so in der Metaphase eingeordnet, daß nur Eizellen und Pollenkörner mit den unveränderten Komplexen B bzw. I entstehen.

Noch andere Möglichkeiten können zunächst unerörtert bleiben.

Die Untersuchungen wurden in den Jahren 1952—1954 durchgeführt.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. J. SCHWEMMLE, bin ich für die Anregung zu dieser Arbeit und für das stete Interesse, das er ihrem Fortgang entgegenbrachte, zu großem Dank verpflichtet. Auch Herrn Dozenten Dr. E. HAUSTEIN danke ich für seine fördernden Ratschläge.

Die Untersuchungen wurden mit Mitteln der Deutschen Forschungsgemeinschaft und des Universitätsbundes Erlangen durchgeführt.

B. Material und Methodik.

Die für die Untersuchungen verwendeten Oenotheren stammen aus Kulturen von Herrn Prof. SCHWEMMLE. Über Herkunft und Beschreibung der einzelnen Formen vgl. SCHWEMMLE (1928a, 1932 und 1938) und v. SCHLENK (1951).

Für die Kreuzungen wurden als Mutterpflanzen die *Oe. Berteriana* ($B \cdot l$) und die Kombination $B \cdot I$ (mit *Bert.* Plasma und Plastiden) aus der Kreuzung *Oe. Berteriana* ($B \cdot l$) \times *Oe. odorata* ($v \cdot I$) verwendet. Bestäubt wurde mit Pollen der Homozygoten $I \cdot I$. Diese ist mit *Berteriana*-Plastiden lebensfähig (SCHWEMMLE 1932). Weiterhin wurde die Homozygote *Oe. scabra* (*hsc* · *hsc*) und die trisome Mutante *Typ A* (mit *od.*-Plasma) eingekreuzt. Bei letzterer wird durch den Pollen nur der v -Komplex vererbt. Die Blüten wurden für die Kreuzungen möglichst spät kastriert, da zu früh kastrierte Blüten einen schlechteren Samenansatz ergeben.

Von jeder Kreuzung wurden durchschnittlich 40—50 Kapseln geerntet. Von diesen wurden dann die 20 besten ausgesucht und nach der im Institut üblichen Weise unter dem Binokular ausgezählt. Folgende Gruppen wurden dabei unterschieden:

1. Gesunde Samen mit praller, dunkelbrauner Samenschale.
2. Geschrumpfte Samen, heller gefärbt und mit eingedellter Samenschale.
3. Grobes Pulver.
4. Feines Pulver.

Es wurde der jeweilige prozentuale Anteil, bezogen auf den Gesamtkapselinhalt (= 100%), berechnet. Die Samenansätze der Kreuzungen wurden in Kurven nach fallenden Werten wiedergegeben, und zwar nur für die ersten 10 Kapseln. Diese wurden auch für die Berechnung der Mittelwerte usw. verwertet.

Die Samen der drei besten Kapseln aus Kreuzungen der $B \cdot I \text{ } \varnothing$ mit den Homozygoten wurden Ende April in Petrischalen auf angefeuchtem Filtrierpapier zum Keimen ausgelegt. Die nicht gekeimten Samen wurden zahlenmäßig erfaßt. Die Keimlinge wurden zu je 15 in einen Topf pikiert, wo die Pflanzen auch später identifiziert und ausgezählt werden konnten. Die Keimlinge der Kreuzung mit dem besten Samenansatz wurden ins Freiland zur nochmaligen genauen Überprüfung der aufgetretenen Typen und Durchführung von Messungen gepflanzt.

Gemessen wurde in der üblichen Weise die Länge der Hypanthien und die Größe der Petalen. Die Messungen wurden in einer möglichst kurzen Zeitspanne durchgeführt, da eine Röhrenverkürzung innerhalb der Vegetationsperiode festgestellt worden war (SCHWEMMLE 1938). Es wurden stets Blüten der Haupttriebe verwendet.

Für die anatomischen Untersuchungen wurden die Samenanlagen mit einer Nadel von den Wandungen des Fruchtknotens gelöst und mit dem Wasserstrahl einer Spritzflasche in einen einseitig mit Müllergaze zugebundenen Glaszylinder gespült, der mittels einer Wäscheklammer derart gehalten wurde, daß eine Hälfte stets unter Wasser stand, damit die Samenanlagen nicht vertrocknen konnten. Nachdem das Glasröhrchen den Inhalt eines vollständigen Fruchtknotens aufgenommen hatte und beiderseitig mit Gaze verschlossen war, wurden die Samenanlagen nach GILSON-PETRUNKEWITSCH (Rezept bei O. RENNER, 1915) fixiert. Nach gründlichem Auswaschen in fließendem Wasser wurden sie zur Entwässerung je einige Stunden in 30%igen und 60%igen tertiärem Butylalkohol gegeben. Dabei wurde in der unteren Alkoholstufe zur Entfernung des aus dem Fixiermittel stammenden Sublimats solange JJK zugesetzt, bis keine Entfärbung der Jodlösung mehr eintrat. In 70%igem Alkohol wurden die Objekte bis zur Weiterbehandlung aufbewahrt. Um sie vollkommen zu entwässern, wurden sie dann über eine 90%ige Butylalkoholstufe in absoluten Butylalkohol, der dreimal gewechselt wurde, überführt. Die in der letzten Alkoholstufe durch einen Zusatz von alkohollöslichem Eosin angefärbten Samenanlagen wurden nach jeweils mehrtägigem Verbleiben in Paraffinum liquidum und im Thermostaten flüssig gehaltenem festen Paraffin eingebettet. Die erst 12μ , später 20μ dicken Schnitte wurden in der üblichen Weise weiterbehandelt. Gefärbt wurde nach HEIDENHAIN mit Hämatoxylin und leicht gegengefärbt mit Eosin.

Die Verwendung von tertiärem Butylalkohol, an Stelle von Äthylalkohol bietet einige Vorteile:

1. Butylalkohol liegt bereits in absoluter Form (100%) vor.

2. Die Zwischenschaltung eines Intermediums bei der Überführung der entwässerten Objekte in Paraffin kann wegfallen, da sich Butylalkohol mit Paraffinum liquidum mischt.

Einen gewissen Nachteil hat Butylalkohol jedoch auch. Man muß mit reinem Butylalkohol im Thermostaten arbeiten, da er bei normaler Zimmertemperatur in absoluter Form fest ist.

Zur Ermittlung der Pollenfertilität wurden noch geschlossene Knospen in 70%-igen Alkohol gelegt, die Pollen auf dem Objektträger aus der Anthere herausgekratzt und mit Jodkali behandelt. Die durch die Stärke dunkel gefärbten fertilen Körner konnten von den hellen sterilen deutlich unterschieden werden. Da die sterilen Pollen stets kleiner sind, konnten sie auch auf Grund ihres Größenunterschiedes gleich wie die fertilen einwandfrei gezählt werden.

C. Die Untersuchungen.

1. Die Aufzuchten.

Die Komplexheterozygote $B \cdot I$ (*Bert.* Pl. und *Bert.* Plastiden) wurde mit den Homozygoten $I \cdot I$ (*Bert.* Pl.) und der *Oenothera scabra* ($hsc \cdot hsc$) gekreuzt. In der Aufzucht aller Keimlinge aus allen Samen je einer Kapsel müßte ein Auftreten bzw. Fehlen der durch den Austausch von Chromosomen möglichen Mischgametentypen erfaßt werden können. Bei den großen Unterschieden der Anlagen der Komplexe B und I , die von SCHWEMMLE (1938) ausführlich beschrieben worden sind, würden die Formen mit den Austauschkomplexen B' und I' in ihrem Habitus wohl deutlich von den Pflanzen mit den ursprünglichen Komplexen B und I zu unterscheiden sein.

$B \cdot I \times I \cdot I$. Der durchschnittliche prozentuale Samenansatz war für 3 Kreuzungen des Jahres 1953 mit dem besten Ansatz 37,4%. Auffallend hoch ist der Anteil der geschrumpften Samen und des groben Pulvers [5,9% im Durchschnitt

Tabelle 1.

Prot.- Nr.	Kombination	Auszahlungen		Aufzuchten				
		große Samen %	ge- schrumpfte Samen + grobes Pulver %	gekeimt %	$B \cdot I$ %	$I \cdot I$ %	Ausfall %	Keimung %
2453	$B \cdot I \times 1653 I \cdot I$	37,8	5,8	37,7	21,7	10,2	5,7	99,9
		37,5	6,0	34,9	17,9	13,9	2,2	90,4
		36,9	5,9	36,0	21,1	13,3	1,6	95,8
Im Durchschnitt		37,4	5,9	36,2	20,2	12,5 21,6 ¹	3,2	95,3
					$B \cdot hsc$ %	$I \cdot hsc$ %		
2453	$B \cdot I \times 1953 hsc \cdot hsc$	42,7	0,7	41,7	18,6	20,9	2,2	97,8
		42,6	0,2	42,4	18,8	20,4	3,2	99,9
		41,6	1,2	39,0	15,8	19,6	3,6	93,9
Im Durchschnitt		42,3	0,7	41,0	17,7	20,3	3,0	97,2
¹ errechnet								

¹ errechnet.

(i. D.)). Das ist bei allen Kreuzungen mit $I \cdot I$ der Fall. Die Tabelle 1 enthält die Ergebnisse der Auszählungen; alle Prozentsätze sind auf den gesamten Kapselinhalt bezogen. Nur in der letzten Spalte ist die Keimung bezogen auf die Zahl der ausgelegten großen Samen.

Die Keimung war mit 95,3% i. D. recht gut. Bei 2 Aufzuchten ist der Ausfall nicht groß. Er ist in erster Linie durch die vorzugsweise in den letzten Töpfen befindlichen $I \cdot I$ bedingt, die langsamer keimen als die $B \cdot I$. Diese sind anfangs recht schwächlich. Deshalb ist dann der Ausfall bei der ersten Aufzucht, deren Keimlinge im Freiland ausgepflanzt wurden, auch größer (5,7%). Entsprechend ist der Anteil an $I \cdot I$ auch geringer. Gezählt wurden im Durchschnitt 20,2% $B \cdot I$ und 12,5% $I \cdot I$. Ihr Anteil ist recht gering. Dabei ist nach früheren Untersuchungen die Affinität $I—I$ recht groß (SCHWEMMLE und KOEPCHEN 1953). Nun konnte v. ZITEK (1952) nachweisen, daß die $I \cdot I$ -Embryonen, wie später die Keimlinge, eine kritische Phase der Entwicklung durchmachen und bei ungünstigen Witterungsbedingungen, besonders niederen Temperaturen, leicht absterben. Dadurch erhöht sich der Anteil an geschrumpften Samen und dem groben Pulver, der in den vorliegenden Untersuchungen 5,9% ausmacht. Zählen wir dazu den vorzugsweise durch das Absterben der $I \cdot I$ bedingten Ausfall (3,2%), so kommen wir auf 9,1%, ein Betrag, den wir den gezählten 12,5% $I \cdot I$ zurechnen können. Demzufolge waren es tatsächlich 20,2% $B \cdot I$ und 21,6% $I \cdot I$ gewesen. Wenn auch solchen Berechnungen eine gewisse Fehlermöglichkeit anhaftet, so dürften die angegebenen Werte doch der tatsächlichen Häufigkeit der $B \cdot I$ und $I \cdot I$ entsprechen. Aber es kam ja bei diesen Untersuchungen nicht darauf an, die Affinitäten $B—I$ und $I—I$ zu ermitteln, sondern darauf, ob irgendwelche Spaltungen festzustellen sind. Das ist nun nicht der Fall. Es konnten einwandfrei nur $B \cdot I$ und $I \cdot I$ identifiziert werden. Auch die genauen Untersuchungen jeder einzelnen Pflanze der 1. Aufzucht im Freiland ergab keinerlei Anhaltspunkte für irgendeine Spaltung. Demnach wurden nur Eizellen mit dem unveränderten B - bzw. I -Komplex durch die I -Schläuche befruchtet. Solche mit Austauschkomplexen waren nicht nachzuweisen.

$B \cdot I \times hsc \cdot hsc$. Der Samenansatz war bei dieser Kreuzung recht gut. Die 3 besten Kapseln hatten im Durchschnitt 42,3% große Samen. Grobes Pulver und geschrumpfte Samen waren sehr spärlich (0,7% i. D.). Auch hier keimten fast alle Samen (97,2% i. D.). Der Ausfall in den Töpfen beträgt 3% i. D. Er ist bei den 3 Aufzuchten gleichmäßig auf die Töpfe verteilt. Die $B \cdot hsc$ und $I \cdot hsc$ sind demnach gleichermaßen davon betroffen. Auch hier wurden die Keimlinge der 1. Aufzucht ausgepflanzt. Gezählt wurden: 17,7% $B \cdot hsc$ und 20,3% $I \cdot hsc$ i. D. Eine Beschreibung der Formen $B \cdot hsc$ und $I \cdot hsc$ findet sich bei v. SCHLENK (1951). Stets waren es weniger $B \cdot hsc$ als $I \cdot hsc$. Da hier nur ganz wenige geschrumpfte Samen und grobes Pulver in jeder Kapsel vorhanden waren und der Ausfall nicht in der genetischen Konstitution einer Kombination zu suchen ist, sind weniger B -Samenanlagen als I -Samenanlagen befruchtet worden. Durch umfangreiche Untersuchungen SCHWEMMLEs (1949, 1951 und 1952) ist ja bekannt, daß verschiedene Samenanlagensorten zu gleichen Pollenschläuchen unterschiedliche Affinitäten haben können. Die Annahme einer Polarisierung der Spindel derart, daß mehr I -Samenanlagen als B -Samenanlagen gebildet werden, darf nicht gemacht werden. Auch bei diesen Kreuzungen war nicht die geringste Spaltung festzustellen. Es wurden also nur B - und I -Eizellen befruchtet.

Das Auftreten von jeweils nur 2 Komplexheterozygoten in den Aufzuchten der beiden Kreuzungen bestätigt erneut die Befunde SCHWEMMLEs; Eizellen mit Austauschkomplexen sind nicht nachzuweisen. Zumindest bei den beiden Aufzuchten des Freilandes hätte eine Spaltung bei der eingehenden Untersuchung nicht entgehen können, zumal die Komplexe *B* und *I* recht verschieden sind.

2. Die Messungen.

Erfahrungsgemäß werden Spaltungen am besten durch das Messen der Hypanthien und Petalen erfaßt. Da die Komplexe *B* und *I* verschieden lange Hypanthien und verschieden große Petalen vererben, sollte eine durch das Auswechseln von 3 *B*- und *I*-Chromosomen bedingte Spaltung durch solche Messungen eindeutig nachzuweisen sein. Dafür mußten die in üblicher Weise gezeichneten Kurven mit denen für die gleichkonstituierten Komplexheterozygoten aus den Kreuzungen mit $B \cdot l$ bzw. $v \cdot I$ verglichen werden, denn bei diesen haben wir sicher die ursprünglichen *B*- und *I*-Komplexe. Frühere Messungen von SCHWEMMLE (1938) und v. SCHLENK wurden zum Vergleiche herangezogen.

Die Hypanthien der $B \cdot I$ aus der aufgezogenen Kreuzung $B \cdot I \times I \cdot I$ wurden vom 27.—30. 7. 54, also an 3 Tagen, gemessen (Abb. 1). Sie sind durchschnittlich 32,5 mm lang.

Die Messungen bei der $I \cdot I$ aus der gleichen Kreuzung waren wegen der langsameren Entwicklung der $I \cdot I$ erst zu einem späteren Zeitpunkt möglich. Auch erstreckten sie sich über 15 Tage (13.—27. 8.), weil an einem Tag nicht viele Blüten vorhanden waren. Die Hypanthien der $I \cdot I$ sind i. D. 44,7 mm lang, also viel länger als bei der $B \cdot I$ (Abb. 1). Für die $I \cdot I$ aus den Selbstungen der $l \cdot I F_1$ (Bert. Pl.) hat SCHWEMMLE eine Länge von 47,6 mm angegeben. Eine bessere Übereinstimmung wird man nicht verlangen können; stammen die Messungen doch aus verschiedenen Jahren.

Wie aus der Abb. 1 zu entnehmen ist, überschneiden sich die Kurven überhaupt nicht. Demnach ist sehr unwahrscheinlich, daß die $B \cdot I$ spaltet. Sicher ist aber eine Spaltung ausgeschlossen, falls die $B \cdot I$ aus der Kreuzung $B \cdot I \times v \cdot I$ so lange Röhren haben wie die $B \cdot I$ aus der Kreuzung $B \cdot l \times I \cdot I$. Das ist aber der Fall. In der Abb. 1 ist vergleichsweise die Kurve für die $B \cdot I$ aus $B \cdot l \times v \cdot I$ eingetragen. Zwar standen nur 13 Pflanzen zur Verfügung und es konnten deshalb nur 65 Hypanthien gemessen werden. Aber diese sind so lang wie diejenigen der $B \cdot I$ aus der Kreuzung $B \cdot I \times I \cdot I$.

Zur Sicherheit wurden diese Vergleichsmessungen am 24. 8., also an einem Tag, wiederholt (Abb. 2).

Wieder sind die Röhren der $B \cdot I$ aus der Kreuzung $B \cdot I \times I \cdot I$ (31,7 mm) so lang wie diejenigen der $B \cdot I$ aus der Kreuzung $B \cdot l \times v \cdot I$ (32,3 mm). Da hier nur 39 Hypanthien gemessen werden konnten, fällt der geringe Unterschied nicht ins Gewicht.

Damit ist wohl eindeutig bewiesen, daß die $B \cdot I$ auch nicht nach der Röhrenlänge spaltet, denn dann hätten die Kurven für die $B \cdot I$ und $I \cdot I$ im Hinblick auf die großen durch den *B*- und *I*-Komplex bedingten Längenunterschiede ganz anders aussehen müssen. Auch die Partner des Chromosomenpaares dürften homolog sein, denn auch dieses hat kein Spalten zur Folge.

Wenn übrigens SCHWEMMLE in den aufeinanderfolgenden Generationen der $B \cdot I$ eine beträchtliche Verkürzung der Hypanthien findet, so kann diese, auch nach den neuerlichen Befunden, nicht einfach durch polymere Spaltungen erklärt werden, wie das in einer Besprechung geschehen ist. Solche sind zudem wegen der Chromosomenkonfiguration in der Meiosis nicht gut möglich. Vielmehr wird, wie SCHWEMMLE angegeben hat, dafür die Inaktivierung des im fremden Plasma befindlichen I -Komplexes verantwortlich zu machen sein.

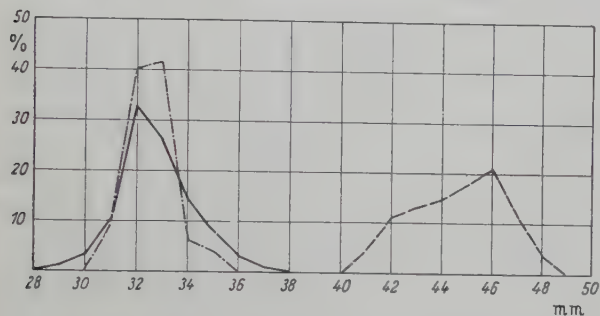


Abb. 1.

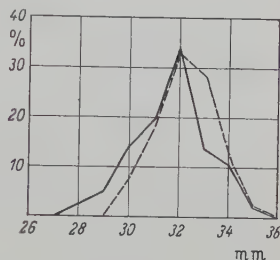


Abb. 2.

Abb. 1. Länge der Röhren von

- $B \cdot I$ aus $(B \cdot I \times I \cdot I)$, 408 Röhren (136 Pflanzen) $M = 32,5 \text{ mm} \pm 1,22$;
 - - - $I \cdot I$ aus $(B \cdot I \times I \cdot I)$, 252 Röhren (64 Pflanzen) $M = 44,7 \text{ mm} \pm 1,83$;
 - · - $B \cdot I F_1$ aus $(B \cdot I \times v \cdot I)$, 65 Röhren (13 Pflanzen) $M = 33,2 \text{ mm} \pm 1,13$.

Abb. 2.

- $B \cdot I$ aus $(B \cdot I \times I \cdot I)$, 135 Röhren (135 Pflanzen) $M = 31,7 \text{ mm} \pm 1,50$;
 - - - $B \cdot I F_1$ aus $(B \cdot I \times v \cdot I)$, 39 Röhren (13 Pflanzen) $M = 32,3 \text{ mm} \pm 1,19$.

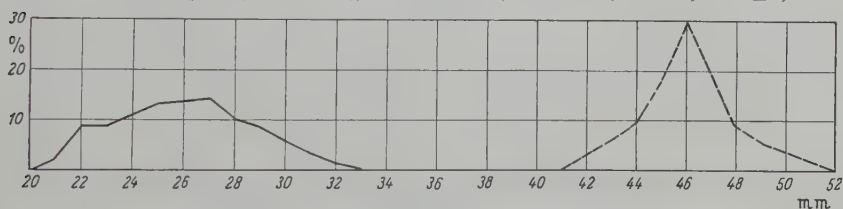


Abb. 3.

- $B \cdot hsc$ aus $(B \cdot I \times hsc \cdot hsc)$, 261 Röhren (120 Pflanzen) $M = 26,0 \text{ mm} \pm 2,59$;
 - - - $I \cdot hsc$ aus $(B \cdot I \times hsc \cdot hsc)$, 405 Röhren (135 Pflanzen) $M = 46,1 \text{ mm} \pm 1,42$.

Das Nichtspalten der $B \cdot I$ wurde auch durch die Messungen der Hypanthien der $B \cdot hsc$ und $I \cdot hsc$ aus der Kreuzung $B \cdot I \times hsc \cdot hsc$ gezeigt. Die Röhren der $B \cdot hsc$ wurden vom 12. 8.—16. 8. gemessen. Durchschnittlich sind sie 26,0 mm lang. Die Streuung ist beträchtlich. Aber die $B \cdot hsc$ waren wenig gut entwickelt. Deshalb schießen sie auch unterschiedlich. Das ist früher schon beobachtet worden. So ist es verständlich, daß v. SCHLENK bei der $B \cdot hsc$ aus der Kreuzung $B \cdot I \times hsc \cdot hsc$ eine Länge von 34,0 mm maß. Den Unterschied als Anzeichen für eine Spaltung zu werten, ist nicht angängig. Durch austauschweise Übernahme von I -Chromosomen wäre doch wohl ein veränderter B -Komplex entstanden, der längere Röhren vererbt. (Abb. 3).

Die Röhren der $I \cdot hsc$ wurden vom 2. 8.—4. 8. gemessen. Sie waren 46,1 mm lang; den gleichen Wert hat v. SCHLENK angegeben. Die Kurven für die Röhrenlänge der $B \cdot hsc$ und $I \cdot hsc$ liegen weit auseinander. Die längsten Röhren der $B \cdot hsc$ sind 10 mm kürzer als die kürzesten der $I \cdot hsc$. Alles deutet darauf hin, daß bei den Kreuzungen der $B \cdot I$ mit $I \cdot I$ und $hsc \cdot hsc$ Eizellen nur mit dem

unveränderten B - und I -Komplex befruchtet wurden und daß es weder zum Austausch einzelner Faktoren, noch ganzer Chromosomen kam. Jedenfalls sind die Austauschkomplexe B' und I' nicht nachzuweisen.

Die Messungen der Petalen können kurz besprochen werden, da auch sie keine Anzeichen für eine Spaltung erbrachten.

Die $B \cdot I$ aus $B \cdot I \times I \cdot I$ hatten bei der ersten Messung 24,1 mm große Petalen. Die der $B \cdot I$ aus $B \cdot l \times v \cdot I$ waren 23,2 mm nur wenig kleiner. Fast

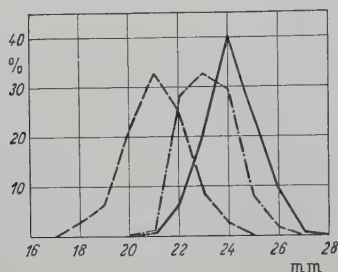


Abb. 4.

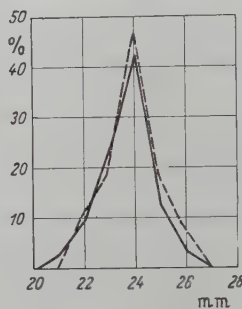


Abb. 5.

- Abb. 4. Größe der Petalen von
 ————— $B \cdot I$ aus $(B \cdot I \times I \cdot I)$, 408 Petalen (136 Pflanzen) $M = 24,1 \text{ mm} \pm 1,06$;
 - - - - - $I \cdot I$ aus $(B \cdot I \times I \cdot I)$, 252 Petalen (64 Pflanzen) $M = 21,1 \text{ mm} \pm 1,43$;
 - · - · - $B \cdot IF_1$ aus $(B \cdot l \times v \cdot I)$, 65 Petalen (13 Pflanzen) $M = 23,2 \text{ mm} \pm 1,03$.

- Abb. 5.
 ————— $B \cdot I$ aus $(B \cdot I \times I \cdot I)$, 135 Petalen (135 Pflanzen) $M = 23,6 \text{ mm} \pm 1,05$;
 - - - - - $B \cdot IF_1$ aus $(B \cdot l \times v \cdot I)$, 39 Petalen (13 Pflanzen) $M = 23,9 \text{ mm} \pm 1,05$.

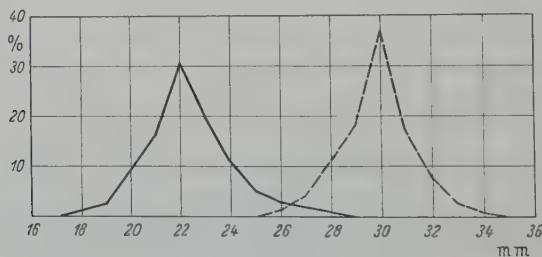


Abb. 6.

- $B \cdot hsc$ aus $(B \cdot I \times hsc \cdot hsc)$, 261 Petalen (120 Pflanzen) $M = 22,5 \text{ mm} \pm 1,69$;
 - - - - - $I \cdot hsc$ aus $(B \cdot I \times hsc \cdot hsc)$, 405 Petalen (135 Pflanzen) $M = 29,8 \text{ mm} \pm 1,41$.

den gleichen Wert (22,9 mm) hat SCHWEMMLE angegeben. Doch ist der Unterschied der eigenen Messungen völlig bedeutungslos, denn bei der 2. Messung (Abb. 5) waren die Petalen der $B \cdot I$ gleich groß.

Die Petalen der $I \cdot I$ sind kleiner (Abb. 4). Der Durchschnittswert von 21,1 mm ist fast der gleiche wie der von SCHWEMMLE mitgeteilte (20,3 mm).

Größer sind die Unterschiede in der Petalengröße bei den $B \cdot hsc$ und $I \cdot hsc$. Für die $B \cdot hsc$ ist die durchschnittliche Größe 22,5 mm (Abb. 6). v. SCHLENK hatte 24,9 mm gemessen. Wie bei den Hypanthien so ist auch bei den Petalen der Unterschied lediglich durch die schwächlichere Entwicklung der $B \cdot hsc$ bedingt.

Die Petalen der $I \cdot hsc$ sind auffallenderweise mit 29,8 mm beträchtlich größer als die der $B \cdot hsc$ (22,5 mm). Die beiden Kurven überschneiden sich kaum. Im Falle einer Spaltung würde das nicht der Fall sein. Übrigens hat v. SCHLENK für ihre $I \cdot hsc$ fast den gleichen Wert angegeben (30,4 mm).

Auch diese Untersuchungen zeigten, daß die $B \cdot I$ nicht spaltet und durch Pollen und Eizellen die unveränderten B - und I -Komplexe übertragen werden. Das ist im Hinblick auf die Chromosomenanordnung ($6 + 6 + 2$) recht verwunderlich. Die Austauschgameten sind also, falls sie überhaupt gebildet werden, keinesfalls nachzuweisen.

Das zeigten übrigens schon die früheren Untersuchungen SCHWEMMLES (1938) mit der getupften bzw. rinnigen $B \cdot I$. Kreuzt man die *Oe. Berteriana* ($B \cdot l$) mit der *Oe. odorata* rinnig ($v \cdot I_{Ri}$), einer vor Jahren aufgetretenen Mutante, so erhält man eine $l \cdot I$ get. rinnig. Die Tupfung ist durch den Faktor T bedingt, der auf dem Chromosom 9 (I_2) 10 lokalisiert werden konnte. Dieses bildet bei der $l \cdot I$ ein freies Paar mit dem Chromosom 9 (I_2) 10 mit dem Rinnigkeitsfaktor Ri . Deshalb spaltet die $l \cdot I$ get. rinnig nach Tupfung und Rinnigkeit. Aus der Kreuzung $l \cdot I \times B \cdot l$ z.B. erhalten wir neben anderen Formen eine rinnige $B \cdot I$ mit dem 9 (I_2) 10-Chromosom und eine getupfte $B \cdot I$ mit dem 9 (I_2) 10-Chromosom. Das 9 (I_2) 10 bzw. das 9 (I_2) 10-Chromosom befindet sich dabei in dem zweiten Sechsering (s. S. 459). Würden sich nun Gonen, die entsprechend der 2. möglichen Chromosomenanordnung entstehen, weiterentwickeln, so müßte auch bei der $B \cdot I$ get. bzw. rinnig eine Spaltung nach Tupfung und Rinnigkeit zu beobachten sein. Das ist nicht der Fall. Neben den get. und rinnigen $B \cdot I$ treten noch stark getupfte und stark rinnige $I \cdot I$ auf. In den Kreuzungen $B \cdot I_T \times I \cdot I$ erhalten wir gemäß der ersten Möglichkeit der Chromosomenanordnung (S. 459) nur $B \cdot I$ und $I_T \cdot I$.

Nachdem nunmehr einwandfrei sichergestellt ist, daß bei der $B \cdot I$ mit der Chromosomenanordnung $6 + 6 + 2$ (s. S. 459) Eizellen mit den Austauschkomplexen nicht nachzuweisen sind, mußte untersucht werden, wodurch das bedingt ist. Bereits in der Einleitung waren die 3 zu prüfenden Möglichkeiten angeführt worden. Wie kann nun festgestellt werden, welche der 3 Möglichkeiten verwirklicht ist?

1. Die Samenanlagen, deren Eizellen die Austauschkomplexe vererben, ziehen die Pollenschläuche nicht chemotropisch an.

In diesem Fall muß die Zahl der befruchtungsfähigen Samenanlagen so groß sein wie beispielsweise bei der *Oe. Berteriana* ($B \cdot l$), bei der durch die Eizellen nur die Komplexe B und l übertragen werden. In der Kreuzung $B \cdot I \times I \cdot I$ z.B. ist aber der Samenansatz etwa nur halb so gut wie bei der Kreuzung $B \cdot l \times I \cdot I$, sofern die Austauschgenen entsprechend der auf S. 459 angegebenen Anordnungen der Chromosomen in der Metaphase der Meiosis ebenso häufig gebildet werden als die mit dem B - und I -Komplex. Voraussetzung dabei ist allerdings, daß die sog. Grundsterilität bei der $B \cdot l$ und der $B \cdot I$ die gleiche ist. Bei den Oenotheren der Sektion *Raimannia* mit Ausnahme der *Oe. argentinea* und auch bei den aus Kreuzungen erhaltenen Komplexheterozygoten degenerieren aus unbekannten Gründen bei etwa 40% aller Samenanlagen die 4 Gonen, so daß sterile Samenanlagen entstehen, die vorzugsweise das sog. feine Pulver ausmachen.

2. Die Austauschgenen sterben ab. Folglich muß die Zahl der fertilen Samenanlagen halb so groß sein wie bei *Oe. Berteriana*. Die Zahl der sterilen Samenanlagen ist entsprechend erhöht, der Samenansatz in Kreuzungen ist etwa halb so groß wie bei beiden Parallelkreuzungen mit *Oe. Berteriana* ♀. Da anzunehmen

ist, daß auch in den Antheren die Austauschgonen absterben, muß bei der $B \cdot I$ im Vergleich zu der $B \cdot l$ die Pollenfertilität geringer sein.

3. Die beiden Ketten werden ausschließlich so in der Metaphase eingeordnet, daß nur Eizellen und Pollenkörner mit dem B - bzw. I -Komplex entstehen. In diesem Fall ist bei der $B \cdot I$ und der zum Vergleich herangezogenen $B \cdot l$ der Anteil der befruchtungsfähigen Samenanlagen derselbe, sofern die Grundsterilitäten dieselben sind. Die Vergleichskreuzungen setzen gleich gut an. Die Pollenfertilität ist bei der $B \cdot I$ etwa dieselbe wie bei der $B \cdot l$.

Demnach mußten für die $B \cdot I$ aber auch für die zum Vergleich herangezogene $B \cdot l$ ermittelt werden: a) Wieviel Samenanlagen, als Prozentsatz bezogen auf die Gesamtzahl der Samenanlagen berechnet, sind fertil, d. h. befruchtungsfähig. b) Die Pollenfertilität. c) Der Samenansatz bei Kreuzungen.

Über diesbezügliche Untersuchungen wird in den folgenden Abschnitten berichtet.

3. Die anatomischen Untersuchungen.

Es wurden der Inhalt von 3 Fruchtknoten der $B \cdot I$ (*Bert. Pl.*) in verschiedenen Altersstufen nach der eingangs beschriebenen Methode untersucht (zur Zeit des Aufblühens und 1 bzw. 2 Tage nach der Bestäubung). Von *Oe. Berteriana* ($B \cdot l$) wurde nur ein Fruchtknoten überprüft, da hier genaue Untersuchungen von SCHÜTZ (1939) und WEIDNER (1939) bereits vorliegen. Bestäubt wurde mit Pollen der $I \cdot I$ (*Bert. Pl.*). Es wurden folgende 4 Gruppen von Samenanlagen unterschieden:

1. Samenanlagen, bei denen sich der Embryosack normal aus der obersten Gone entwickelt hat und in die ein Pollenschlauch von der Mikropyle her eingewachsen war; also sicher befruchtete Samenanlagen, die sich zu Samen weiterentwickelt hätten.

2. Samenanlagen, die wohl einen voll ausgebildeten Embryosack besitzen, aber nicht befruchtet worden waren.

3. Samenanlagen, in denen ein Embryosack ausgebildet ist, die jedoch bereits deutliche Verfallserscheinungen zeigen. Sie sind sehr selten und konnten auch nicht immer ganz einwandfrei identifiziert werden.

4. Sterile Samenanlagen, in denen überhaupt kein Embryosack ausgebildet ist. Die oberste Gone verfällt mit denselben Degenerationserscheinungen, wie die übrigen 3. Bezeichnenderweise ist in solche Samenanlagen nie ein Pollenschlauch eingewachsen, wohl weil die chemotropisch wirksamen Stoffe nicht gebildet wurden.

Die Ergebnisse der recht mühseligen anatomischen Untersuchungen sind in Tabelle 2 zusammengefaßt.

Tabelle 2.

Komplexverbindung	1	2	3	Samen 2 + 3	ab- sterbend	steril
	Zahl der Samen- anlagen	fertil, be- fruchtet %	fertil, un- befrucht- et %			
$B \cdot I$ (aufbl. kastr.).	530	—	45,1	45,1	—	54,9
$B \cdot I$ (1 Tag nach Bestäubung) . .	546	27,7	14,1	41,8	0,8	57,4
$B \cdot I$ (3 Tage nach Bestäubung) . .	563	30,3	10,8	41,1	0,9	58,0
Im Durchschnitt.	546	19,4	23,3	42,7	0,5	56,8
$B \cdot l$ (3 Tage nach Bestäubung) . .	567	42,2	18,4	60,6	1,8	37,6

Es fällt zunächst auf, daß die Zahl der Samenanlagen durchwegs etwas geringer ist als die beim Auszählen von Kreuzungskapseln ermittelte. Es sind wohl jeweils einige Samenanlagen beim Fixieren, Entwässern, Färben und Schneiden verlorengegangen.

Bei den 3 Fruchtknoten, deren Inhalt 1 bzw. 3 Tage nach der Bestäubung fixiert wurde, ist der Anteil an befruchteten Samenanlagen, die sich zu großen Samen entwickelt hätten, geringer als der durch Auszählung von Kreuzungskapseln ermittelte. Das ist nicht verwunderlich, denn für die Kurven der Samenansätze (S. 470—471) wurden nur 10 Kapseln mit den meisten Samen von 40—50 Kreuzungskapseln ausgewählt.

Der Prozentsatz absterbender Samenanlagen ist bei allen untersuchten Fruchtknoten sehr gering. Es handelt sich sicher um in der Entwicklung gehemmter Embryonen. Auch bei früheren Untersuchungen von SCHÜTZ und WEIDNER war dies so.

Der Wert für die sterilen Samenanlagen bei *Oe. Berteriana* mit 37,6% deckt sich gut mit den Befunden von SCHÜTZ und WEIDNER, die Schwankungen von 30—40% beobachtet hatten (s. auch Zusammenstellung SCHWEMMLE 1952).

Dagegen sind bei der *B · I* mit 54,9—58% die sterilen Samenanlagen viel häufiger.

4. Die Pollenfertilität.

Von 3 Knospen der *B · I* wurden die Pollen von je 2 Antheren ausgezählt. Unterschieden wurden:

1. Fertile Körner.
2. Sterile Körner.

Eine weitere Kategorie, etwa inaktive Pollen, wie bei *Oenothera biennis*, konnte nicht beobachtet werden. Die Werte schwanken von 38,7—42,9% fertile Pollen. Durchschnittlich sind es 41,0%. Die Befunde SCHWEMMLES (1938), der bei der *B · I* 43,1%, bei Schwankungen von 36,0—46,1% ermittelte, wurden bestätigt. Für *Oe. Berteriana* gibt SCHWEMMLE (1938) die Fertilität des Pollens mit 67,9% an. Demnach ist die *B · I* weniger pollenfertil als die *B · l*.

5. Die Kreuzungen.

Die *B · I* und vergleichsweise die *Oe. Berteriana* (*B · l*) wurde 1952 und 1953 mit der Homozygoten *I · I* gekreuzt, die mit *Berteriana*-Plastiden lebensfähig ist, mit der Homozygoten *Oe. scabra* (*hsc · hsc*) und mit der trisomen Mutante *Typ A*, bei der durch den Pollen nur der *v*-Komplex übertragen wird. Es wurden jeweils 40—50 Kreuzungen gemacht. Für die Auszählungen wurden 15—20 Kapseln mit offensichtlich viel großen Samen verwendet und für die Kurven jeweils nur 10 Kapseln mit dem besten Samenansatz ausgewählt.

Bei der Auszählung des Kapselinhaltes wurden üblicherweise unterschieden:
Feines Pulver. Zu diesem werden die sterilen und nicht befruchteten Samenanlagen.

Grobes Pulver und geschrumpfte Samen. Bei diesen ist nach der Befruchtung die Entwicklung der Embryonen aus ernährungsphysiologischen Gründen früher oder später gestört worden.

Große Samen mit meist normalem Embryo. Gleichaussehende taube Samen sind selten.

Auch Kapseln aus Selbstungen der $B \cdot I$ und $B \cdot l$ wurden entsprechend ausgezählt.

a) Die Kreuzungen mit *Oe. Berteriana* ($B \cdot l$) ♀. $B \cdot l \times I \cdot I$. Die Kreuzungen setzten im Jahre 1952 sehr gut an. Die Werte für die großen Samen lagen zwischen

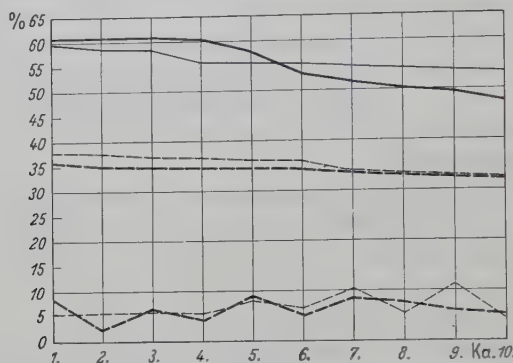


Abb. 7. Der Prozentsatz großer Samen (obere Kurven) und geschrumpfter Samen + groben Pulvers (untere Kurven).

— $B \cdot l \times I \cdot I$ aus dem Jahre 1952, $M = 55,3 \pm 5,3$ (0,7);
 - - - $B \cdot I \times I \cdot I$ aus dem Jahre 1952, $M = 34,2 \pm 1,3$ (6,3);
 $B \cdot l \times I \cdot I$ aus dem Jahre 1953, $M = 55,9 \pm 2,6$ (0,8);
 - · - $B \cdot I \times I \cdot I$ aus dem Jahre 1953, $M = 35,3 \pm 2,1$ (6,9).

Die Zahlen in Klammern: durchschnittlicher Prozentsatz geschrumpfter Samen + groben Pulvers.

60,9 und 47,4%; im Durchschnitt waren es 55,3%. Die geschrumpften Samen und das grobe Pulver machen nur 0,7% aus. Bei 30–40% sterilen Samenanlagen sind hier wohl nur wenige fertile Samenanlagen unbefruchtet geblieben.

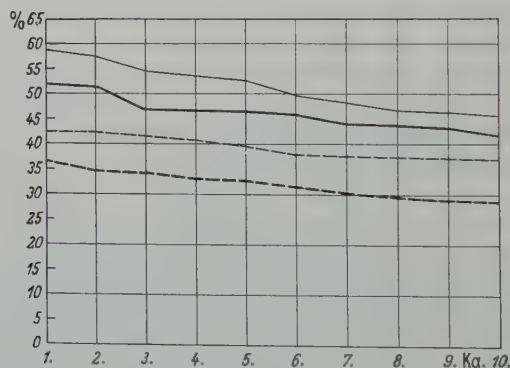


Abb. 8.

— $B \cdot l \times hsc \cdot hsc$ aus dem Jahre 1952, $M = 46,2 \pm 4,6$ (1,4);
 - - - $B \cdot I \times hsc \cdot hsc$ aus dem Jahre 1952, $M = 31,8 \pm 2,6$ (1,8);
 $B \cdot l \times hsc \cdot hsc$ aus dem Jahre 1953, $M = 51,3 \pm 4,7$ (0,5);
 - · - $B \cdot I \times hsc \cdot hsc$ aus dem Jahre 1953, $M = 39,4 \pm 2,3$ (0,8).

Die Kreuzungen des Jahres 1953 fielen ebenso aus. Die Werte dafür sind: 59,7–53,3%, i.D. 55,9% große Samen; 0,8% geschrumpfte Samen und grobes Pulver. Die Schwankungen sind geringer.

$B \cdot l \times hsc \cdot hsc$. Auch bei diesen Kreuzungen des Jahres 1952 war der Samenan-
 ansatz recht gut: 52,0–41,3%, i.D. 46,2% große Samen. Geschrumpfte Samen
 und grobes Pulver waren mit 1,4% i.D. wieder recht spärlich. Für die Kreuzungen
 des Jahres 1953 lagen die Werte höher: 58,4–45,5% i.D. 51,3%. Aber nur 0,5%

geschrumpfte Samen und grobes Pulver wurden gezählt. Wiederholt ist darauf hingewiesen worden, daß Kreuzungen aus verschiedenen Jahren verschieden gut ansetzen und deshalb nicht ohne weiteres zu Vergleichen herangezogen werden können. Fast sieht es so aus, als ob $B \cdot l \times hsc \cdot hsc$ -Kreuzungen, die übrigens durchweg etwas schlechter ausfielen als die $B \cdot l \times I \cdot I$ -Kreuzungen, beim Vergleich der Zahlen aus verschiedenen Jahren größere Differenzen aufweisen als die $B \cdot l \times I \cdot I$ -Kreuzungen.

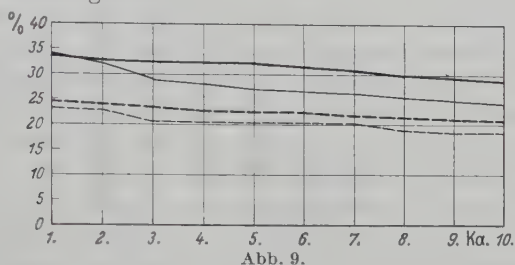


Abb. 9.
 — $B \cdot l \times Typ A (v)$ aus dem Jahre 1952, $M = 31,4 \pm 1,6$ (0,6);
 - - $B \cdot I \times Typ A (v)$ aus dem Jahre 1952, $M = 22,6 \pm 1,3$ (0,3);
 — $B \cdot l \times Typ A (v)$ aus dem Jahre 1953, $M = 27,8 \pm 3,2$ (0,3);
 - - $B \cdot I \times Typ A (v)$ aus dem Jahre 1953, $M = 20,5 \pm 1,7$ (0,8).

$B \cdot l \times Typ A (v)$. Durch den Pollen der trisomen Mutante *Typ A* wird nur der *v*-Komplex übertragen. Der Samenansatz bei den Kreuzungen des Jahres 1952 betrug 33,4—28,9%, i. D. 31,4%. Die geschrumpften Samen und das grobe Pulver waren, wie bei allen Kreuzungen, mit 0,6% i. D. recht spärlich. Die Kreu-

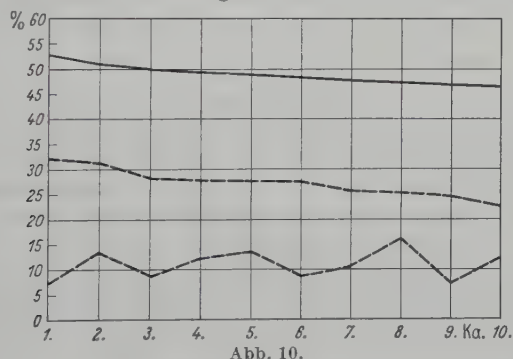


Abb. 10.
 — $B \cdot l \times B \cdot l$ (Selbstungen) 1952, $M = 48,8 \pm 2,1$ (1,8);
 - - $B \cdot I \times B \cdot I$ (Selbstungen) 1952, $M = 27,1 \pm 3,0$ (11,0).

zungen des Jahres 1953 fielen etwas schlechter aus. Die Werte dafür sind: 33,6 bis 24,3%, i. D. 27,8% große Samen, 0,3% geschrumpfte Samen und grobes Pulver.

Verglichen mit den $B \cdot l \times I \cdot I$ - und $B \cdot l \times hsc \cdot hsc$ -Kreuzungen setzen die $B \cdot l \times Typ A$ -Kreuzungen schlechter an. Das ist verständlich, denn es wurde ja nachgewiesen, daß die *B*-Samenanlagen die *v*-Schläuche nicht chemotropisch anziehen und unbefruchtet bleiben. Nur die *l*-Samenanlagen werden befruchtet. Bei 34—40% sterilen Samenanlagen sind es, sofern die *B*- und *l*-Samenanlagen gleich häufig sind, was sehr wahrscheinlich ist, 33—30% *l*-Samenanlagen. Tatsächlich ist der Samenansatz der $B \cdot l \times Typ A$ -Kreuzungen in den beiden Jahren 31,4 bzw. 27,8%. Es sind demnach nicht viele *l*-Samenanlagen unbefruchtet geblieben. Die Bedingungen für die Befruchtung müssen besonders günstig gewesen

sein. Bemerkt sei noch, daß die 10 Kapseln mit den meisten Samen bei den Kreuzungen des Jahres 1952 von Bestäubungen stammen, die vom 12. 8.—17. 8. 52 gemacht wurden. Sonst waren die Ansätze schlechter.

$B \cdot l \times B \cdot l$ (Selbstungen). Für die Selbstungen wurden folgende Werte ermittelt: 52,5—46,7%, i.D. 48,8% große Samen; 1,8% geschrumpfte Samen und grobes Pulver.

b) Die Kreuzungen mit $B \cdot I$ ♀. Die $B \cdot I$ wurde in den Jahren 1952 und 1953 mit den gleichen Formen gekreuzt wie die $B \cdot l$, und zwar jeweils zur gleichen Zeit. Dadurch erst werden die Samenansätze vergleichbar, denn diese schwanken in Abhängigkeit von den äußeren und wohl auch inneren Bedingungen recht erheblich. Die Kurven für die Samenansätze dieser Kreuzungen wurden mit denen der $B \cdot l$ -Kreuzungen zusammen gezeichnet, um sie vergleichen zu können. Es muß deshalb auf die vorn befindlichen Abbildungen (7—10) verwiesen werden.

$B \cdot I \times I \cdot I$ (Abb. 7). Die Kreuzungen setzten gut an. Große Samen waren es 36,4—32,2%, i.D. 34,2%. Die geschrumpften Samen und das grobe Pulver sind jetzt aber viel häufiger. Die Werte dafür schwanken bei den einzelnen Kapseln erheblich, und zwar so, daß es bei der einen Kapsel viele geschrumpfte Samen und dafür weniger grobes Pulver sind; bei einer anderen Kapsel ist es umgekehrt. Es wurden gezählt: 1,5—5,7%, i.D. 3,9% geschrumpfte Samen; 1,5—4,4%, i.D. 2,4% grobes Pulver; 2,4—9,0%, i.D. 6,3% geschrumpfte Samen + grobes Pulver. Es besteht kein Zweifel daran, daß beide infolge des Absterbens von empfindlichen $I \cdot I$ -Embryonen entstanden sind. Da es darauf ankommt, festzustellen, wieviel Samenanlagen befruchtet worden sind, dürfen bei diesen Kreuzungen mit so vielen geschrumpften Samen und grobem Pulver diese nicht unberücksichtigt gelassen werden.

Die Kreuzungen des Jahres 1953 fielen gleich aus. Die Werte für diese sind: 37,8—32,2%, i.D. 35,3% große Samen; 2,5—8,7%, i.D. 4,1% geschrumpfte Samen; 1,1—7,5%, i.D. 2,8% grobes Pulver. Fassen wir die beiden zusammen, so haben wir 4,0—11,2%, i.D. 6,9% geschrumpfte Samen + grobes Pulver.

$B \cdot I \times hsc \cdot hsc$ (Abb. 8). Der Samenansatz war bei diesen Kreuzungen mit 35,6—28,3%, i.D. 31,8% großer Samen, nicht so gut wie zuvor; besonders wenn bei den $B \cdot I \times I \cdot I$ -Kreuzungen noch der Anteil an geschrumpften Samen + grobes Pulver dazugerechnet wird. Beide zusammen machen bei den $B \cdot I \times hsc \cdot hsc$ -Kreuzungen nur 1,8% aus.

Überraschenderweise setzten die gleichen Kreuzungen im Jahre 1953 viel besser an. Es wurden gezählt: 42,7—36,8%, i.D. 39,4% große Samen, aber nur 0,8% geschrumpfte Samen + grobes Pulver. Schon bei den $B \cdot l \times hsc \cdot hsc$ -Kreuzungen war der gleiche Unterschied in 2 aufeinanderfolgenden Jahren aufgefallen. Er fehlt bei den Kreuzungen mit $I \cdot I$ ♂♂. Vielleicht reagieren die hsc -Schläuche stärker auf Unterschiede in den verschiedenen Versuchsbedingungen.

$B \cdot I \times Typ A$ (Abb. 9). In den Kreuzungen des Jahres 1952 wurden gezählt: 24,5—20,9%, i.D. 22,6% große Samen, 0,3% geschrumpfte Samen + grobes Pulver. Die Kreuzungen des Jahres 1953 setzten etwas schlechter an: 23,2—18,5%, i.D. 20,5% große Samen, 0,8% geschrumpfte Samen + grobes Pulver. Der Unterschied ist nicht groß aber insofern bemerkenswert, als die Kreuzungen $B \cdot l \times I \cdot I$ bzw. $B \cdot I \times I \cdot I$ und $B \cdot l \times hsc \cdot hsc$ bzw. $B \cdot I \times hsc \cdot hsc$ im Jahre 1953 durchweg besser ausgefallen waren. Da die B -Samenanlagen durch die l -Schläuche

nicht befruchtet werden, muß der Samenansatz niedriger sein als in den Kreuzungen mit $I \cdot I$ oder $hsc \cdot hsc$. Er mußte halb so groß sein als bei den Kreuzungen mit den meisten befruchteten Samenanlagen. In den $B \cdot I \times I \cdot I$ -Kreuzungen des Jahres 1952 sind, allerdings unter Einrechnung der geschrumpften Samen und des groben Pulvers, 40,5% aller Samenanlagen befruchtet worden, in den $B \cdot I \times Typ A$ -Kreuzungen 22,9%, also etwa die Hälfte. Der kleine Überschuß kann dadurch bedingt sein, daß die Affinität von $I-v$ größer ist als die von $I-I$. Das ist tatsächlich der Fall (SCHWEMMLE 1951). Die zweite Möglichkeit, daß doch $B \cdot v$ entstanden sind, ist nach all den diesbezüglichen Untersuchungen ausgeschlossen. Die Vergleichszahlen für das Jahr 1953 sind: 42,2% bei den $B \cdot I \times I \cdot I$ -Kreuzungen, 21,3% bei den $B \cdot I \times Typ A (v)$ -Kreuzungen. Die Übereinstimmung mit der Erwartung ist erstaunlich gut.

$B \cdot I \times B \cdot I$ (Selbstungen) (Abb. 10). Diese setzten mit 32,1—32,2%, i. D. 27,1%, nicht gut an. Der Anteil an geschrumpften Samen + grobes Pulver war mit 11,0% noch höher als bei den $B \cdot I \times I \cdot I$ -Kreuzungen, vielleicht weil zu den vielen abgestorbenen $I \cdot I$ -Embryonen noch $B \cdot B$ -Embryonen kommen, die nicht lebensfähig sind.

D. Besprechung.

Um die Frage nach dem Verbleib der Austauschgenen, die sich aus der Tatsache ergibt, daß bei der $B \cdot I$ nur die unveränderten Komplexe B und I nachzuweisen sind, beantworten zu können, war festzustellen:

1. Die Zahl der sterilen Samenanlagen.
2. Die Pollenfertilität.
3. Der Samenansatz bei Kreuzungen.

Über die dafür notwendigen Untersuchungen ist in den vorigen Abschnitten berichtet worden. Die dabei erhaltenen Befunde sind in der Tabelle 3 zusammengefaßt.

Betrachten wir zunächst die Angaben für *Oe. Berteriana* ($B \cdot I$). Durch die anatomische Untersuchung des Inhaltes eines Fruchtknotens ergab sich, daß

Tabelle 3.

	Anatomische Untersuchung		Auszählung der Kreuzungen und Selbstungen (% Samenanlagen)								Pollenfertilität	
	(% Samenanlagen)		$I \cdot I$		$hsc \cdot hsc$		$Typ A (v)$		Selbstungen		fertil %	steril %
	fertil	steril	be-fruch-tet	steril und un-be-fruch-tet	be-fruch-tet	steril und un-be-fruch-tet	be-fruch-tet	steril und un-be-fruch-tet	be-fruch-tet	steril und un-be-fruch-tet		
$B \cdot I$ 1952	62,4	37,6	56,0	44,0	47,6	52,4	32,0	68,0	50,6	49,4	(67,9)	(32,1)
1953	1	Fruchtkn.	56,7	43,3	51,8	48,2	28,1	71,9	—	—		
$B \cdot I$ 1952	43,2	56,8	40,5	59,5	33,6	66,4	22,9	77,1	38,1	61,9	41,0	59,0
1953	3	Fruchtkn.	42,2	57,8	40,2	59,8	21,3	78,7	—	—	(43,1)	
Aufzuchten i. D.	{		43,3	56,7	43,0	57,0						
			20,2 $B \cdot I$		17,7 $B \cdot hsc$							
			12,5 $I \cdot I$		20,3 $I \cdot hsc$							
			(21,6) ¹									

¹ errechnet.

37,6% aller Samenanlagen infolge der Degeneration aller 4 Gonen steril sind. Diese Grundsterilität finden wir bei allen *Oenotheren*; nur bei der *Oe. argentinea*, einer Homozygote aus der Sektion *Raimannia*, sind alle Samenanlagen fertil. Wodurch sie bedingt wird, ist letztlich unbekannt. Der neuerlich gefundene Wert von 37,6% ist etwas kleiner als er sonst gefunden wurde. Der Durchschnitt für die sterilen Samenanlagen in 14 von SCHÜTZ (1939) und WEIDNER (1939) untersuchten Fruchtknoten ist 43,3%. Zwei von diesen haben unter 40%, 6 zwischen 40 und 45%, 5 zwischen 45 und 50% und einer zwischen 50 und 55% sterile Samenanlagen. Ob der eine 1952 untersuchte Fruchtknoten zufälligerweise weniger sterile Samenanlagen hatte oder ob in diesem Jahr die Grundsterilität niedriger war, kann nicht gesagt werden. So wünschenswert es wäre, gerade dafür die Befunde eingehender Untersuchung zu haben, so darf nicht übersehen werden, wie mühselig und zeitraubend diese sind. Wir gehen nicht fehl, wenn wir für die Grundsterilität der $B \cdot l$ 40% ansehen, sofern wir uns darüber klar sind, daß die Abweichungen nach oben und unten nicht unbeträchtlich sind.

In den Spalten mit den Werten von Kreuzungen und Selbstungen der Jahre 1952 und 1953 sind jeweils in der ersten Spalte eingetragen, wieviel Samenanlagen in Prozent bezogen auf den gesamten Kapselinhalt befruchtet wurden. Dieser Wert, z.B. 56,0% für die $B \cdot l \times I \cdot I$ -Kreuzungen des Jahres 1952 setzt sich zusammen aus Prozent große Samen + Prozent geschrumpfte Samen + Prozent grobes Pulver, denn diese beiden sind sicher aus befruchteten Samenanlagen entstanden, nur daß eben die Embryonen früher oder später abgestorben sind. Da es aber gerade darauf ankommt, zu ermitteln, wieviel Samenanlagen insgesamt befruchtet wurden, können die geschrumpften Samen und das grobe Pulver nicht unberücksichtigt bleiben, zumal ihr Anteil oft beträchtlich ist. Aber darauf war ja schon bei der Besprechung der Kreuzungen hingewiesen worden. In der 2. Spalte ist dann der Prozentsatz für das feine Pulver, zu dem die sterilen und unbefruchtet gebliebenen Samen werden, angegeben. Die Zahlen der beiden Spalten ergeben natürlich zusammen 100%. Es hätte demzufolge auf die 2. Zahl verzichtet werden können. Aber da, wie wir noch sehen werden, gerade die Prozentsätze des feinen Pulvers miteinander zu vergleichen sind, ist es zweckmäßig, diese gleich vor sich zu haben und nicht erst errechnen zu müssen. Die Werte sind der Durchschnitt von den 10 besten Kapseln aus 40—50 Kreuzungen. In den beiden letzten Spalten ist die Pollenfertilität und Pollensterilität angegeben; die von SCHWEMMLE (1938) ermittelten Werte stehen in Klammern.

Vergleichen wir nunmehr die Werte für die $B \cdot l$ der Jahre 1952 und 1953 in den beiden ersten Reihen. Wie bereits angeführt, können wir bei der $B \cdot l$ mit einer Grundsterilität von 40% rechnen. Bei den $B \cdot l \times I \cdot I$ -Kreuzungen der beiden Jahre, die gleich gut ansetzten, sind es 44,0 bzw. 43,3% sterile und unbefruchtete Samenanlagen, also etwas mehr als der Grundsterilität entspricht. Es sind also wohl nicht alle Samenanlagen befruchtet worden. Da in anderen hier nicht besprochenen Kreuzungen, die aufgezogen worden waren, mehr $l \cdot I$ als $B \cdot I$ gezählt wurden, dürften vermutlich unbefruchtet gebliebene B -Samenanlagen die geringe Zunahme des feinen Pulvers verursachen.

Die $B \cdot l \times hsc \cdot hsc$ -Kreuzungen setzten in beiden Jahren schlechter an als die $B \cdot l \times I \cdot I$ -Kreuzungen; dabei sind im Jahre 1953 mehr Samenanlagen befruchtet worden als im Jahr zuvor. In beiden Kreuzungsfolgen ist aber das feine Pulver

häufiger als in den $B \cdot l \times I \cdot I$ -Kreuzungen, weil eben mehr Samenanlagen unbefruchtet geblieben sind.

Auch bei den Selbstungen mit 49,4% feinem Pulver ist es so.

Bei den $B \cdot l \times \text{Typ } A$ -Kreuzungen wurden durchschnittlich 32% l -Samenanlagen befruchtet. Die B -Samenanlagen ziehen die v -Schläuche nicht an. Nehmen wir an, was übrigens nie mit Sicherheit bewiesen werden kann, was aber doch sehr wahrscheinlich ist, daß es so viel B - wie l -Samenanlagen waren, so kämen wir auf 64,0% fertile Samenanlagen, sofern — was wahrscheinlich ist — alle l -Samenanlagen befruchtet wurden. 36,0% Samenanlagen wären demnach steril gewesen. Das ist etwa der Wert (37,6%), der aus der anatomischen Untersuchung ermittelt wurde. Beide sind kleiner als die von SCHÜTZ und WEIDNER gefundenen. Vielleicht ist es doch so, daß 1952 die Grundsterilität geringer war. Die $B \cdot l \times \text{Typ } A$ -Kreuzungen des Jahres 1953 setzten schlechter an, 28,1% i. D. Falls alle l -Samenanlagen befruchtet worden sind, kämen wir auf 56,2% fertile Samenanlagen und eine Grundsterilität von 43,8%, die dann so wäre wie die von SCHÜTZ und WEIDNER ermittelte. Aber wir wissen ja nicht, ob alle l -Samenanlagen befruchtet wurden.

Aus den obigen Ausführungen geht wohl hervor, daß bei aller Mühe und Sorgfalt es fast unmöglich ist, den genauen Wert der Grundsterilität einwandfrei zu bestimmen. Dabei brauchen wir aber diesen, um die Frage nach dem Verbleib der Austauschgonen bei der $B \cdot I$ beantworten zu können. Aber wir werden auch keinen großen Fehler machen, wenn wir für den Vergleich mit den Untersuchungen der $B \cdot I$ bei der $B \cdot l$ eine Grundsterilität von 40% zugrunde legen.

Nunmehr müssen wir an Hand der für die $B \cdot I$ erhaltenen Befunde in der Tabelle versuchen, festzustellen, wieviel Samenanlagen bei ihr steril sind. Der erhaltene Prozentsatz dafür ist aber nicht die Grundsterilität der $B \cdot I$, denn wir müssen ja damit rechnen, daß die Austauschgonen gebildet werden und hernach degenerieren. Man kann die Samenanlagen mit diesen Austauschgonen nicht von denen die Grundsterilität ausmachenden Samenanlagen unterscheiden.

Drei Fruchtknoten wurden anatomisch untersucht. Durchschnittlich waren bei geringen Schwankungen 56,8% der Samenanlagen steril. Degenerierende Embryosäcke waren sehr selten und nicht häufiger als bei der $B \cdot l$.

Bei den $B \cdot I \times I \cdot I$ -Kreuzungen wurden unter Berücksichtigung des recht erheblichen Anteils an geschrumpften Samen + grobes Pulver 40,5 bzw. 42,2% Samenanlagen befruchtet. Das sind fast so viel wie bei den anatomischen Untersuchungen gefunden wurden. Es sind demnach fast alle fertilen Samenanlagen durch die I -Schläuche befruchtet worden. Da die in den Aufzuchten ermittelten Prozentsätze für die $B \cdot I$ und $I \cdot I$ (diese mußten errechnet werden) gleich hoch sind, sind — wenn überhaupt — von den B - und I -Samenanlagen gleich viele unbefruchtet geblieben.

Die $B \cdot I \times hsc \cdot hsc$ -Kreuzungen setzten, vor allem im Jahre 1952, schlechter an. Dementsprechend ist der Anteil an feinem Pulver erhöht. Wenn für die 3 Aufzuchten 43,0% befruchtete Samenanlagen eingetragen sind und der Anteil an feinem Pulver relativ gering ist, so ist dabei zu bedenken, daß dafür die Samen aus den 3 besten Kapseln ausgelegt wurden. Die gezählten $I \cdot hsc$ waren häufiger als die $B \cdot hsc$. Vielleicht bleiben von den B -Samenanlagen mehr unbefruchtet als von den I -Samenanlagen. Aber sehr viele sind es keinesfalls und das feine

Pulver entsteht in der Hauptsache aus den sterilen Samenanlagen, deren Anteil übereinstimmend etwa 57% betragen dürfte.

Zu etwa dem gleichen Wert kommen wir bei der Auswertung der $B \cdot I \times \text{Typ A}$ (v)-Kreuzungen. Bei diesen werden nur die I - nicht aber die B -Samenanlagen befruchtet. Daß alle I -Samenanlagen befruchtet wurden, ist sicher. Die Affinität $I-v$ ist groß. B - und I -Samenanlagen sind gleich häufig; die $B \cdot I \times I \cdot I$ -Aufzuchten zeigen das. Folglich müssen im Jahr 1952 $2 \times 22,9\% = 45,8\%$ der Samenanlagen fertil, 54,2% steril gewesen sein. Die Differenz gegenüber dem bei den anatomischen Untersuchungen ermittelten Prozentsatz (56,8%) ist gering. Welcher Wert der richtige ist, läßt sich mit absoluter Sicherheit nie feststellen, zumindestens nicht durch die Kreuzungen. Nur die anatomische Untersuchung einer größeren Zahl von Fruchtknoten könnte den Durchschnittswert und das Variieren der Einzelwerte für die sterilen Samenanlagen erbringen, aber auch nur für das Untersuchungsjahr. In einem anderen Jahr können die Werte wieder anders sein. Aber da ja, wie schon hervorgehoben, die Differenzen gering sind, lohnt sich die Mühe wirklich nicht. Bei den Kreuzungen des Jahres 1953 sind 21,3% Samenanlagen befruchtet worden. Somit waren es $2 \times 21,3\% = 42,6\%$ fertile und 57,4% sterile, also so viel wie bei den anatomischen Untersuchungen gezählt wurden. Diese Überlegungen gelten aber nur, wenn wirklich alle I -Samenanlagen befruchtet wurden. Ob das aber der Fall ist, wissen wir nicht. Es ist aber sehr wahrscheinlich.

Bei den Selbstungen sind sicher nicht alle fertilen Samenanlagen befruchtet. Das feine Pulver ist dementsprechend häufiger; wieviel davon aus sterilen Samenanlagen entstanden sind, wissen wir nicht. Es werden soviel gewesen sein wie sonst.

Wir können also auf Grund aller Untersuchungen annehmen, daß bei der $B \cdot I$ etwa 57% aller Samenanlagen steril sind. Dabei sind wir uns über die möglichen Schwankungen nicht im unklaren. Aber wir müssen eine Zahl gewissermaßen als Grundwert herausgreifen. Dadurch wird alles leichter verständlich. Einen großen Fehler begehen wir bestimmt nicht. Stellen wir die erhaltenen Befunde nebeneinander:

Die $B \cdot l$ hat 60% fertile und 40% sterile Samenanlagen.

Die $B \cdot I$ hat 43% fertile und 57% sterile Samenanlagen.

Die $B \cdot I$ ist steriler als die $B \cdot l$. Deshalb setzen Kreuzungen mit der $B \cdot I$ ♀ und Selbstungen derselben viel schlechter an. Das zeigen die Kurven für den Samenansatz der Vergleichskreuzungen (Abb. 7—10) sehr schön. Die Unterschiede sind mit 99% Wahrscheinlichkeit gesichert. Die $B \cdot I$ ist auch pollensteriler. Gezählt wurden 41,0% fertile Körner. Das sind fast ebensoviel wie bei den Zählungen SCHWEMMLEs (1938). Dagegen hat die $B \cdot l$ eine Pollenfertilität von 67,9%. Daß die Prozentsätze für die fertilen Samenanlagen sich davon nicht sehr stark unterscheiden, sei besonders hervorgehoben. Vielleicht ist das doch kein Zufall.

Nunmehr können wir endgültig an die Beantwortung der Frage nach dem Verbleib der infolge der Chromosomenkonfiguration bei der $B \cdot I$ möglichen, aber nie nachgewiesenen, Austauschgonen gehen. Das freie Paar bleibt außer Betracht.

Eine Möglichkeit, daß die Samenanlagen, deren Eizellen die beiden Austauschkomplexe vererben, die verschiedenen Pollenschläuche chemotropisch nicht anziehen und Samenanlagen hernach degenerieren, fällt von vornherein weg.

Es werden ja in den Kreuzungen der $B \cdot I \text{ } \varnothing$ mit $I \cdot I$ und $hsc \cdot hsc$ alle oder fast alle fertilen Samenanlagen befruchtet und bei den $B \cdot I \times \text{Typ } A$ -Kreuzungen ist das bei den I -Samenanlagen der Fall.

Es könnte nun sein, daß von den beiden auf S. 459 angegebenen gleich wahrscheinlichen Möglichkeiten der Einordnung der beiden Sechserketten in die Metaphase der Meiosis nur eine, nämlich die erste, verwirklicht ist. Da die Samenanlagen mit dem B - bzw. I -Komplex gleich häufig sind, müßten in dem Kern der mikropylar gelegenen, sich zum Embryosack weiterentwickelnden Gonen bald die B -, bald die I -Chromosomen — und nur sie — enthalten sein. Dann würden die 57% sterile Samenanlagen die Grundsterilität der $B \cdot I$ darstellen. Diese wäre im Vergleich zu der Grundsterilität der $B \cdot I$ (40%) und auch anderen Formen ungewöhnlich hoch. So ist wenig wahrscheinlich, daß diese 2. Möglichkeit realisiert ist. Sie wurde übrigens als Erklärung für das Fehlen der beiden Austauschpartner bei der *Oe. biennis* mit der Chromosomenanordnung $8+6$ erwogen (CLELAND 1926).

Eine 3. Möglichkeit ist die, daß die Austauschgonen aus unbekannten Gründen absterben und die Samenanlagen mit diesen zu sterilen Samenanlagen werden, deren Anteil bei der $B \cdot I$ ja beträchtlich erhöht ist. Nehmen wir zunächst an, daß die Austauschgonen so häufig sind wie die mit dem B - bzw. I -Komplex, so wäre der Betrag für diese in Höhe von 43% von den 57% sterilen Samenanlagen abzuziehen und wir kämen auf eine Grundsterilität von 14%. Diese wäre also erheblich geringer als bei der $B \cdot I$.

Wir hätten dann den gleichen Fall wie bei der konstanten *Oe. biennis* mit der Chromosomenanordnung $8+6$. Bei ihr sind 55% der Samenanlagen steril. RUDLOFF (1931) nimmt an, daß dieser hohe Anteil durch das Sterilwerden der Samenanlagen mit den Austauschgonen zustande kommt. 45% der Samenanlagen sind fertil. Falls es ebensoviel Samenanlagen mit Austauschgonen sind, so kämen wir zu einer Grundsterilität von $55-45=10\%$, einen Betrag, der so sehr von dem für die $B \cdot I$ errechneten nicht abweicht.

Möglicherweise besteht ein Zusammenhang zwischen der Grundsterilität und der von CLELAND und OEHLKERS (1930) nachgewiesenen Unregelmäßigkeiten in der Chromosomenanordnung während der Metaphase der Meiosis. Bei Formen mit einem Ring oder einer Kette von 14 Chromosomen können diese bis über 50% betragen, im allgemeinen aber 20—30%. Bei Formen mit mehreren Ringen sind diese viel weniger häufig. Bei der *Oe. biennis* wurden solche Unregelmäßigkeiten zu nur 5% nachgewiesen. Dann wäre verständlich, daß wie bei der *Oe. biennis* so auch bei der $B \cdot I$ die Grundsterilität so gering ist gegenüber der *Oe. Berteriana* mit einer Kette von 14 Chromosomen.

Bezüglich der Pollensterilität konnte festgestellt werden, daß diese bei der $B \cdot I$ mit 59,0% viel größer ist als bei der $B \cdot I$ mit nur 32,1%. Dieser Unterschied ist gleicherweise mit einem Absterben der Austauschgonen bei der $B \cdot I$ zu erklären. Auch bei der *Oe. biennis* ist nach RENNER (1919) die Pollensterilität mit über 50% sehr hoch.

Damit sind aber die Möglichkeiten für die Erklärung des Fehlens der Austauschgonen noch nicht erschöpft.

So können wir annehmen, daß die Grundsterilität der $B \cdot I$ so ist wie bei der $B \cdot I$, also 40% beträgt. Von den restlichen Samenanlagen (60%) übertragen

nachgewiesenermaßen 43% den unveränderten *B*- bzw. *I*-Komplex. 17% Samenanlagen mit absterbenden Austauschgonen werden steril, wodurch sich der Betrag für sterile Samenanlagen auf 57% erhöht.

Wir können aber, um noch einen Fall zu konstruieren, für die *B · I* eine Grundsterilität von 25% zugrunde legen. Von den restlichen 75% Samenanlagen sind 43% fertil. Die noch verbleibenden 32% enthielten Austauschgonen. Sie werden zu sterilen Samenanlagen.

Bei den beiden zuletzt besprochenen Fällen wären die beiden Sechseringe nicht gleich häufig so wie auf S. 459 dargestellt in die Äquatorialplatte der Spindel eingeordnet worden, sondern die Anordnung, die zur Bildung von Gonen nur mit *B*- bzw. *I*-Chromosomen führt, wäre häufiger als die Anordnung, aus der Austauschgonen entstehen. Wir hätten also eine Polarisierung, wie sie TÄKHOLM (1922), CLELAND (1926), RENNER (1929), RUDLOFF (1929, 1930 und 1931), GERHARD (1930) und LANGENDORF (1930) bei ihren Untersuchungen angenommen haben.

Ob nun bei der *B · I* die Austauschgonen so häufig sind wie die mit dem *B*- bzw. *I*-Komplex, wobei die Grundsterilität nur 14% beträgt, oder ob bei möglichem Variieren der Grundsterilität zwischen 40 und 14% infolge von Polarisierung die Gonen mit dem *B*- und *I*-Komplex häufiger sind als die mit den Austauschkomplexen, läßt sich nicht entscheiden. Eines ist aber sicher, die höhere Sterilität der Samenanlagen und des Pollens bei der *B · I* im Vergleich zu der bei der *B · l* erklärt sich aus dem Absterben der Austauschgonen, wie das SCHWEMMLE (1938) für die *B · I* und HAUSTEIN (1938) für die *B · ha* aus der Kreuzung *Oe. Berteriana* (*B · l*) \times *argentina* (*ha · ha*), die die gleiche Chromosomenanordnung in der Diakinese hat wie die *B · I* (6+6+2), angenommen haben. Warum allerdings die Austauschgonen absterben, ist unbekannt; es ließen sich dafür höchstens nicht beweisbare Vermutungen anstellen.

Zusammenfassung.

1. Die *B · I* aus der Kreuzung *Oe. Berteriana* (*B · l*) \times *odorata* (*v · I*) hat in der Diakinese der Meiosis die Chromosomenanordnung 6+6+2.

2. Obwohl demzufolge bei Selbstungen und Kreuzungen Spaltungen zu erwarten wären, konnten doch immer nur die *B*- und *I*-Komplexe, nie aber Austauschkomplexe nachgewiesen werden.

3. Durch anatomische Untersuchungen des Fruchtknoteninhaltes, durch Auszählen von Kreuzungskapseln sowie Bestimmen der Pollenfertilität wurde festgestellt, daß der Anteil an sterilen Samenanlagen und Pollenkörnern bei der *B · I* viel höher ist als bei der *B · l*.

4. Diese Sterilitätssteigerung bei der *B · I* ist sicher durch das aus unbekannten Gründen erfolgende Absterben der Austauschgonen bedingt.

5. Ob bei der *B · I* die Austauschgonen so häufig sind wie die mit dem *B*- bzw. *I*-Komplex, dabei die Grundsterilität nur 14% gegenüber den 40% bei der *B · l* beträgt, oder ob bei verminderter, jedoch nicht bestimmbarer Grundsterilität infolge Polarisierung mehr Gonen mit dem *B*- und *I*-Komplex als hernach absterbende Gonen mit den Austauschkomplexen gebildet werden, kann nicht entschieden werden.

Literatur.

CLELAND, R. E.: Meiosis in the Pollen Mother Cells of *Oe. Biennis* and *Oe. Biennis* ^o *Sulphurea*. *Genetics* **11**, 127 (1926). — CLELAND, R. E., u. FR. OEHLKERS: Erbllichkeit und Zytologie verschiedener *Oenotheren* und ihrer Kreuzungen. *Jb. Bot.* **73**, 1 (1930). — GERHARD, K.: Genetische und zytologische Untersuchungen an *Oenothera grandiflora*. *Ait. Jena Z. Naturwiss.* **64**, 283 (1930). — HAUSTEIN, E.: Die Chromosomenanordnung bei einigen Bastarden der *Oenothera argentinea*. *Z. Vererbungslehre* **76**, 411 (1938). — Die Endenbezeichnung der Chromosomen einiger *Oenotheren* aus dem Subgenus *Raimannia*. *Z. Vererbungslehre* **84**, 417 (1952). — LANGENDORF, J.: Zur Kenntnis der Genetik und Entwicklungsgeschichte von *Oenothera fallax*, *rubiginosa* und *Hookeri-albata*. *Bot. Archiv.* **29**, 474 (1930). — RENNER, O.: Befruchtung und Embryobildung bei *Oenothera Lamarkiana* und einigen verwandten Arten. *Flora (Jena)* **107**, 115 (1915). — Zur Biologie und Morphologie der männlichen Haplonten einiger *Oenotheren*. *Z. Bot.* **11**, 305 (1919). — Artbastarde bei Pflanzen. In *Handbuch der Vererbungswissenschaft*, Bd. 2 A, S. 1. 1929. — RUDLOFF, C. F.: Zur Kenntnis der *Oenothera purpurata* KLEBAHN und *Oenothera rubricaulis* KLEBAHN. *Genet. u. zytologische Untersuchungen*. *Z. Vererbungslehre* **52**, 191 (1929). — *Oenothera pachycarpa* RENNER, Genet. und cytolog. Untersuchungen. *Gartenbauwiss.* **3**, 499 (1930). — Zur Polarisation in der Reduktionsteilung heterogamer Arten. *Kleinere Mitteilungen*. *Z. Vererbungslehre* **58**, 422 (1931). — SCHLENK-BARNSDORF, M. v.: Analyse der *Oenothera scabra*. *Diss. Erlangen* (1951). — SCHÜTZ, G.: Genetische und zytologische Untersuchungen an Eu-*Oenotheren*. *Z. Bot.* **33**, 481 (1939). — SCHWEMMLE, J.: Genetische Untersuchungen an Eu-*Oenotheren*. *Ber. dtsch. Ges.* **46**, 552 (1928a). — Beziehungen zwischen Zytologie und Genetik in der *Oenotherenforschung*. *Z. Vererbungslehre* **61**, 36 (1932). — Die Analyse der *Oe. Berteriana* und *Oe. odorata*. *Z. Vererbungslehre* **75**, 358 (1938). — Gibt es eine selektive Befruchtung? *Biol. Zbl.* **68**, 195 (1949). — Gibt es eine selektive Befruchtung? II. *Biol. Zbl.* **70**, 193 (1951). — Gibt es eine selektive Befruchtung? III. *Biol. Zbl.* **71**, 152 (1952). — Selektive Befruchtung als Erklärung abweichender Kreuzungsergebnisse. *Biol. Zbl.* **71**, 353 (1952). — SCHWEMMLE, J. und W. KOEPCHEN: Weitere Untersuchungen zur selektiven Befruchtung. *Z. Vererbungslehre* **85**, 307 (1953). — SCHWEMMLE, J., u. M. ZINTL: Die Analyse der *Oenothera argentinea*. *Z. Vererbungslehre* **75**, 353 (1938). — TÄKHOLM, G.: Zytolog. Studien über die Gattung *Rosa*. *Acta Horti Bergiani* **7**, 98 (1922). — WEIDNER-RAUCH, E.: Untersuchungen über die partielle Sterilität der *Oenotheren*. *Z. Vererbungslehre* **76**, 422 (1939). — ZITEK, R. v.: Der Nachweis der $v \cdot v$ - und $I \cdot I$ -Homozygoten bei der *Oenothera odorata* ($v \cdot I$). *Diss. Erlangen* 1953.

HANS HUBER, Botanisches Institut der Universität Erlangen.

Aus dem Botanischen Institut der Universität Erlangen.

DIE ELIMINIERUNG VON AUSTAUSCHGONEN BEI OENOTHEREN. II.

Von

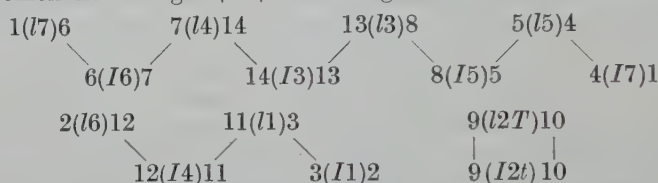
GERD LEUCHTMANN.

Mit 2 Textabbildungen.

(Eingegangen am 3. Dezember 1954.)

Einleitung.

In der Kreuzung der beiden isogamen Komplexheterozygoten *Oenothera Berteriana* (mit den Komplexen *B* und *l*) \times *Oe. odorata* (*v*·*I*) entsteht neben anderen Formen die Kombination *l*·*I*, die mit *Berteriana*-Plasma lebensfähig ist. Sie hat die Chromosomenanordnung 8+4+2 mit folgender Endenbezeichnung:



(SCHWEMMLE 1952b, Endenbezeichnung nach HAUSTEIN 1952).

Diese Anordnung wurde noch einmal nachgeprüft und bestätigt. Das 9(l2)10-Chromosom hat auf Grund der nachgewiesenen Spaltung den Faktor *T* für Tüpfung der Petalen.

Gemäß dieser Chromosomenanordnung ist zu erwarten, daß die *l*·*I* auch Austauschkomplexe bildet. Außer den Gonon mit den ursprünglichen Komplexen *l* und *I*

Komplex *l*:

1(l7)6 7(l4)14 13(l3)8 5(l5)4 2(l6)12 11(l1)3 9(l2T)10,

Komplex *I*:

6(I6)7 14(I3)13 8(I5)5 4(I7)1 12(I4)11 3(I1)2 9(I2t)10

müßten noch 2 weitere mit Austauschkomplexen auftreten, die *II* und *II'* genannt worden sind.

Komplex *II*:

6(I6)7 14(I3)13 8(I5)5 4(I7)1 2(l6)12 11(l1)3 9(l2T)10,

Komplex *II'*:

1(l7)6 7(l4)14 13(l3)8 5(l5)4 12(I4)11 3(I1)2 9(I2t)10.

Falls die Einordnung der beiden Ringe in die Äquatorialplatte der Spindel bei der Meiosis nach dem Zufall erfolgt, müßten die Gonon mit jedem der 4 Komplexe gleich häufig sein.

Außerdem können die Partner des freien Paares zufallsmäßig jeder der 4 Gonon zugeteilt werden. Da auf dem 9(l2)10-Chromosom der Tüpfungsfaktor *T* liegt, der am Grunde der Petalen einen braunroten Tüpfen verursacht, ist diese unabhängige Spaltung gut nachzuweisen.

In Kreuzungen kann jede Kombination mit einem der genannten 4 Komplexe also noch getüpfelt (*T*) und ungetüpfelt (*t*) auftreten, und zwar ist zu erwarten, daß beide gleich häufig sind.

Tatsächlich sind in Selbstungen und Kreuzungen nur die Komplexe *l*, *I* und *II* nachzuweisen, erwartungsgemäß mit und ohne Tupfungsfaktor. Heterozygoten mit dem *II'*-Komplex fehlten stets. Aufgabe dieser Arbeit ist es, zunächst noch einmal nachzuprüfen, ob der *II'*-Komplex wirklich nicht nachzuweisen ist, und gegebenenfalls festzustellen, wodurch das bedingt ist¹.

Material und Methode.

Alle verwendeten Oenotheren stammen aus den Kulturen von Herrn Professor SCHWEMMLE. Bezüglich der Herkunft und Beschreibung der einzelnen Formen sei auf SCHWEMMLE (1938) verwiesen.

Für die *Kreuzungen* wurden die Blüten so spät wie möglich kastriert. Bestäubt wurde teils abends, teils frühmorgens; alle 4 Narbenschkel wurden dick mit Blütenstaub belegt. Es wurden jeweils 35—40, teils noch mehr Kreuzungen gemacht.

Bei der *Auszählung der Samen* wurden üblicherweise unterschieden: Große Samen, geschrumpfte Samen mit gut entwickelter, aber eingedellter Samenschale, grobes Pulver, feines Pulver. Von jeder Kreuzung wurden die 20 (mindestens 15) besten Kapseln ausgezählt. Der prozentuale Anteil bezogen auf den ganzen Kapselinhalt = 100% wurde jeweils berechnet. Danach konnten die Kurven für den Samenansatz der 10 besten Kapseln, nach fallenden Werten geordnet, gezeichnet werden. So ist der optimale Samenansatz erfaßt, der bei Einzelkreuzungen nicht zu erwarten ist.

Bezüglich der Methode bei den anatomischen Untersuchungen sei auf HUBER (1955) verwiesen. Zur Auswertung der Schnitte wurde ein Leitz Dialux verwendet.

Zu den *Aufzuchten* wurden die Samen Mitte April in Petrischalen auf feuchtem Filtrierpapier bei Zimmertemperatur zum Keimen ausgelegt und die gekeimten Samen zu je 15 in Töpfen pikiert. Die Töpfe blieben zunächst einige Zeit im Gewächshaus. Sie kamen dann bis zum Auspflanzen der Jungpflanzen in den kalten Kasten. Ende Juni wurden diejenigen Pflanzen, die bis dahin noch nicht gekeimt waren, zerquetscht und der Prozentsatz an tauben Samen bestimmt.

Die Untersuchungen, über die nunmehr berichtet wird, wurden durch die Mittel ermöglicht, die Herrn Professor Dr. SCHWEMMLE von seiten der Deutschen Forschungsgemeinschaft und dem Universitätsbund Erlangen bewilligt wurden. Dafür sei auch an dieser Stelle gedankt.

A. Die Aufzuchten.

Es war zunächst nachzuprüfen, ob *II'*-Kombinationen tatsächlich in den Aufzuchten nicht auftreten. Zu diesem Zweck wurden 1954 je 3 Kreuzungen *l*·*I* × *Oe. scabra* (*hsc*·*hsc*) und *l*·*I* × *I*·*I* aus dem Jahr 1953 aufgezogen. Dafür wurden jeweils die Kapseln mit den besten Samenansätzen verwendet, da so die Wahrscheinlichkeit, *II'*-Kombinationen zu erfassen, am größten war.

Die Ergebnisse sind in Tabelle 1 zusammengestellt. Es wurden nur die Prozente, bezogen auf den gesamten Kapselinhalt, nicht die absoluten Werte aufgenommen. Daß die Summe von „gekeimt“ und „nicht gekeimt“ bei der Aufzucht

¹ Die Untersuchungen wurden in den Jahren 1952—1954 durchgeführt.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. J. SCHWEMMLE, danke ich herzlich für sein stetes Interesse, das er meiner Arbeit entgegengebracht hat.

L2 nicht gleich „große Samen“ ist, kommt daher, daß bei dieser Kapsel zwei Samen (= 0,3%) verlorengegangen sind. — In der Spalte „Ausfall“ sind die nach dem Pikieren abgestorbenen Keimlinge erfaßt. In der letzten Spalte ist angegeben, wie viele der ausgelegten Samen gekeimt haben. Jeweils in der zweiten Reihe sind die getupften und ungetupften Formen zusammengekommen.

Da die Jungpflanzen sich noch sehr ähnlich sehen, war ein sicheres Auszählen der Typen erst zu Beginn der Blütezeit möglich.

Nur *l·hsc*-, *I·hsc*- und *II·hsc*- bzw. *l·I*-, *I·I*- und *II·I*-Pflanzen konnten beobachtet werden. Sie waren eindeutig voneinander zu unterscheiden. Eine weitere Kombination war nicht zu finden. Dadurch wird bestätigt, daß die Formen mit dem *II*'-Komplex in den Aufzuchten tatsächlich nicht auftreten (s. SCHWEMMLE 1938). — Die wenigen Abweicher zerfallen jeweils in mehrere Typen, die sich zum Teil innerhalb einer Kreuzung in jeder Aufzucht wiederfinden. Sie sind auch in früheren Jahren beobachtet worden. Es dürfte sich in der Mehrzahl um trisome Mutanten handeln.

Tabelle 1.

Prot.- Nr.	Kombi- nation	Große Samen	Geschr. Samen + grob- es Pulver	Ge- keimt	Nicht gekeimt		Auszählung								Aus- fall	Keim- pro- zent
							<i>I · I</i>		<i>I · I</i>		<i>II · I</i>		Ab- wei- cher	Sum- me		
					voll	leer	ge- tupft %	unge- tupft %	ge- tupft %	unge- tupft %	ge- tupft %	unge- tupft %				
L 4	<i>l · I × I · I</i>	56,5	2,0	51,9	3,6	1,0	9,0 16,0	7,0	6,8 13,8	7,0	6,7 10,4	3,8	0,7	40,9	10,9	91,8
L 5		52,2	2,1	47,7	2,2	2,2	8,8 15,6	6,9	6,4 11,9	5,5	7,2 12,5	5,3	0,7	40,7	7,0	91,4
L 6		51,7	2,7	50,2	0,9	0,6	8,4 16,8	8,4	7,9 15,9	8,1	6,9 12,9	6,0	0,6	46,2	3,9	97,1
					i. D.		8,7 16,1	7,4	7,0 13,9	6,9	6,9 11,9	5,0				
							<i>l · hsc</i>		<i>I · hsc</i>		<i>II · hsc</i>					
							ge- tupft	unge- tupft	ge- tupft	unge- tupft	ge- tupft	unge- tupft				
L 1	<i>l · I × hsc · hsc</i>	47,8	0,2	47,0	0,5	0,3	7,6 13,6	5,9	10,3 18,0	7,6	7,1 13,9	6,8	0,7	46,2	0,8	98,2
L 2		47,6	0,5	42,9	2,9	1,5	6,8 13,5	6,8	7,1 15,3	8,2	4,2 9,0	4,8	1,5	39,3	3,5	90,2
L 3		45,1	0,4	42,7	1,5	0,8	7,3 14,1	6,8	8,9 15,7	6,8	4,5 9,4	4,9	0,8	40,0	2,6	94,6
					i. D.		7,2 13,7	6,5	8,8 16,3	7,5	5,3 10,8	5,5				

Da bisher nur ein Teil der genannten Formen beschrieben worden ist (SCHWEMMLE 1938), seien die augenfälligen Merkmale der einzelnen Typen kurz angeführt.

Die Kreuzung *l·I* × *hsc·hsc*: Am einfachsten ist die *l·hsc* zu erkennen. Sie bildet eine ausgesprochene Rosette. Der Stengel ist kräftig, gerade und mit borstigen Haaren besetzt. (Die Haare der anderen beiden Typen sind feiner und weicher.) Die *l·hsc* verzweigt sich von unten her: aus der Rosette heraus

entwickeln sich kräftige, bogig aufgekrümmte Seitenzweige. Der Blütenstand ist lang und schmal.

Die beiden anderen Typen sind nur in der Jugend rosettig. Sie verzweigen sich vorwiegend aus dem Stengel heraus. Die Verzweigung der *I·hsc* ist sehr sperrig, bei der *II·hsc* stehen die Seitenäste dagegen steiler. Die *II·hsc* ist daher bei weitem nicht so breit wie die *I·hsc*. Die Brakteen der *I·hsc* sind abstehend und wenig gewellt, die der *II·hsc* stehen etwas steiler mit zurückgebogener Spitze. Sie sind außerdem stark gezähnt, etwas kürzer und deutlich stärker gewellt als die der *I·hsc*. Dadurch wird der Blütenstand der *I·hsc* flatterig, der der *II·hsc* kompakter. Die Hypanthien der *I·hsc* sind länger (getupft durchschnittlich 50,5 mm, ungetupft 46,0 mm) als die der *II·hsc* (getupft 38,4 mm, ungetupft 36,2 mm).

Die Unterscheidung der getupften von den ungetupften Pflanzen ist auch in nichtblühendem Zustand möglich: Die Stengel der ungetupften sind bei allen 3 Formen rot überlaufen. (Bei trockenem, heißen Wetter kann bei der *I·hsc* auch bei den getupften Pflanzen der Stengel ziemlich stark rot anlaufen, jedoch ist auch dann eine Unterscheidung noch möglich.) Der rote Streifen an den Blatträndern, den sonst die getupften Formen häufig aufweisen, ist bei der *I·hsc* nicht immer deutlich ausgebildet. Besonders schön ist er bei der getupften *l·hsc* zu sehen.

Auch bei der Kreuzung $l·I \times I·I$ ließen sich die verschiedenen Formen gut unterscheiden. Die *l·I* fällt sofort auf durch ihren hohen Wuchs und die kräftigen Seitenäste. Die *I·I* bleibt niedrig und ist später buschig verzweigt. Sie hat lange, schmale Blätter. Die *II·I* wird größer als die *I·I*. Ihre Blätter sind, wie es für alle *II*-Verbindungen typisch ist, stark gezähnt und gewellt. Die Brakteen stehen ziemlich steil. Ihre Spitze ist zurückgebogen. Charakteristisch sind auch die kurzen, dicken Knospen mit weit zurückgesetzten Hörnchen. Die Kelchblätter bleiben oft miteinander verbunden, so daß die Blüten sich nicht voll entfalten können. Eine ausführliche Beschreibung findet sich bei SCHWEMMLE (1938). In der Jugend sind die *I·I* und die *II·I* einander sehr ähnlich. Beide sind anfangs schwächlich. Bei allen 3 Formen ist sowohl bei den getupften als auch bei den ungetupften Pflanzen der Stengel mehr oder weniger rot überlaufen. Die Unterscheidung zwischen getupften und ungetupften Pflanzen ist aber auch hier zum Teil im nicht blühenden Zustand möglich, nämlich durch den roten Randstreifen an den Blättern der getupften Pflanzen. Dieser rote Streifen ist bei der *l·I* meist sehr deutlich ausgebildet, weniger bei der *I·I*. Bei der *II·I* ist auch der Randstreifen kein absolut sicheres Unterscheidungsmerkmal. Ganz sicher sind die getupften und ungetupften *II·I* nur an der Blüte zu erkennen.

Es sei hervorgehoben, daß die verschiedenen in den $l·I \times I·I$ - und $l·I \times hsc·hsc$ -Kreuzungen auftretenden Formen einwandfrei zu identifizieren sind.

An Hand der Tabelle sollen nun die prozentualen Anteile der verschiedenen Formen in den Aufzuchten erörtert werden.

Die Kreuzungen $l·I \times I·I$: Zunächst sieht es so aus, als ob die Formen mit dem Tupfungsfaktor häufiger wären als die ohne diesen, aber in den ersten beiden Aufzuchten sind die Ausfälle besonders hoch und dort sind die Unterschiede am größten. Nun wissen wir, daß die Pflanzen ohne den Tupfungsfaktor schwächer und anfälliger sind als die mit dem Tupfungsfaktor. Durch deren größeren

Ausfall könnten demnach die Unterschiede nur vorgetäuscht sein. Dafür spricht die Aufzucht L6. Bei dieser sind die getupften Formen etwa so häufig wie die ungetupften. — Was die Häufigkeit der $l \cdot I$, $I \cdot I$ und $I \cdot II$ anbetrifft, so sehen wir, daß diese in eben dieser Reihenfolge immer weniger häufig sind. Das könnte nun dadurch bedingt sein, daß die $I \cdot I$ und noch mehr die $I \cdot II$ vom Ausfall betroffen sind und die Samen mit den entsprechend konstituierten Embryonen schlechter keimen. Die zweite Möglichkeit aber wäre, daß die I - und II -Samenanlagen die I -Pollenschläuche schlechter anziehen als die l -Samenanlagen. Durch andere Untersuchungen konnten solche Unterschiede auch festgestellt werden. Aber auch da sind die Unterschiede gering und könnten ebenfalls nur vorgetäuscht sein. Zählen wir nun den Anteil an geschrumpften Samen und grobem Pulver, das durch Absterben der Embryonen aus ernährungsphysiologischen Gründen entstanden ist, zu dem der großen Samen, so kommen wir zu 58,5%, 54,3%, 54,4%. Soviel Samenanlagen sind insgesamt befruchtet worden. In der Aufzucht L6 wurden nun 16,8% $l \cdot I$ gezählt. Nicht alle Samen mit $l \cdot I$ -Embryonen werden gekeimt haben; auch werden einige $l \cdot I$ später ausgefallen sein. Berücksichtigen wir das, so könnten etwa 18% Samenanlagen mit dem l -Komplex durch I -Pollenschläuche befruchtet worden sein. Sofern deren Affinität zu den I - und II -Samenanlagen die gleiche ist, würden auch je 18% Samenanlagen mit dem I - und II -Komplex befruchtet worden sein. Das ergäbe einen Samenansatz von 54%, also eben denjenigen, den wir bei den Kreuzungen L5 und L6 haben. Demnach sieht es ganz so aus, als ob die l -, I - und II -Samenanlagen gleich gut von den I -Schläuchen befruchtet würden. Bei der Kreuzung L4 ist der Samenansatz höher. Aber wenn in den anderen beiden Kreuzungen vermutlich 18% l -, I - und II -Samenanlagen befruchtet wurden, so besagt das noch keineswegs, daß es soviel Samenanlagen mit diesen 3 Komplexen vor der Befruchtung im Fruchtknoten waren. Beispielsweise haben wir bei der *Oe. Berteriana* mit den Komplexen B und l eine Sterilität von 40%; d. h. 40% aller Samenanlagen werden aus unbekannten Gründen infolge Degeneration aller 4 Gonen zu dem feinen Pulver, zu dem auch die unbefruchteten fertilen Samenanlagen werden. In der Kreuzung $B \cdot l \times I \cdot I$ sind es aber nur 24,7% $l \cdot I$ anstatt 30%, denn von den 60% fertilen Samenanlagen haben höchstwahrscheinlich je 30% Eizellen mit dem B - bzw. l -Komplex. Demnach können es mehr l -, I - und II -Samenanlagen als hernach befruchtet wurden, gewesen sein. Wenn dann die Bedingungen besonders günstig sind, kann der Samenansatz wie eben bei der Kreuzung L4 höher sein.

Aus den $l \cdot I \times I \cdot I$ -Kreuzungen können wir schließen, daß die l -, I - und II -Samenanlagen gleich gut von den I -Schläuchen befruchtet werden. Demnach kann angenommen werden, daß es auch gleich viel l -, I - und II -Samenanlagen bei der $l \cdot I$ sind, auch wenn sie bei Kreuzungen mit der $I \cdot I$ nicht alle befruchtet werden.

Schon dieses Beispiel zeigt, wie schwer es ist, die Zahl der Samenanlagen mit den verschiedenen konstituierten Eizellen einwandfrei zu erfassen.

Die $l \cdot I \times hsc \cdot hsc$ -Kreuzungen sind in dieser Hinsicht noch schwerer zu deuten. Bei allen 3 Kreuzungen, die aufgezogen wurden, ist der Samenansatz durchweg schlechter als bei den vorigen. Bei den $II \cdot hsc$ sind die getupften Pflanzen so häufig wie die ungetupften, aber in den Kreuzungen L1 und L3, nicht aber L2, überwiegen die getupften $l \cdot hsc$ und $I \cdot hsc$. Da bei L1 der Ausfall sehr gering,

die Keimung gut ist, sind die Unterschiede nicht dadurch bedingt. Es könnten vielleicht doch die *hsc*-Schläuche von den Samenanlagen, deren Eizellen den Faktor *T* vererben, besser angezogen werden; die Reaktionsfähigkeit der *hsc*-Schläuche braucht ja nicht dieselbe zu sein, wie bei den *I*-Schläuchen. Daß dabei die Samenanlagen mit und ohne den Faktor *T* gleich häufig sind, ist zum mindesten sehr wahrscheinlich. Dann wären es bei der Aufzucht L1 ursprünglich 20,6% *I*-Samenanlagen gewesen. Auffallenderweise sind es weniger *l*·*hsc* als *I*·*hsc*, und zwar in allen Kreuzungen. Demnach wäre die Affinität *l*—*hsc* kleiner als *I*—*hsc*. Bei den *B*·*l* × *hsc*·*hsc* und *v*·*I* (*Bert.*-Plasma) × *hsc*·*hsc* von SCHWEMMLE ist es gerade umgekehrt. Noch schlechter ziehen offenbar die *II*-Samenanlagen die *hsc*-Schläuche an. Weder die etwas geringere Keimung noch die größeren, aber noch in erträglichen Grenzen festgestellten Ausfälle vermögen die beträchtlichen Unterschiede in der Häufigkeit zu erklären. Damit wird verständlich, daß die *I*·*I* × *hsc*·*hsc*-Kreuzungen schlechter ansetzen.

Aber durch die hier besprochenen Kreuzungen sollten ja nicht die Affinitäten der Samenanlagen mit den Komplexen *l* und *I* und solchen mit dem Austauschkomplex *II* zu verschiedenen konstituierten Pollenschläuchen ermittelt werden. Dafür sind eigens angestellte Versuche notwendig. Es sollte vielmehr nur festgestellt werden, ob der Komplex *II'*, der Austauschpartner zu *II*, in Kreuzungen tatsächlich nicht nachzuweisen ist. Das ist offensichtlich der Fall; die diesbezüglichen Angaben SCHWEMMLEs (1938, 1952b) konnten bestätigt werden.

B. Die anatomischen Untersuchungen.

Nachdem durch die Aufzuchten bestätigt worden ist, daß Pflanzen mit dem *II'*-Komplex nicht auftreten, ist jetzt die Frage nach dessen Verbleib zu stellen. Werden überhaupt keine fertilen *II'*-Samenanlagen gebildet, oder sind sie zur chemotropischen Anziehung von Pollenschläuchen nicht in der Lage, oder sterben die *II'*-Kombinationen nach der Befruchtung ab? Um diese Fragen beantworten zu können, war es zunächst notwendig, durch anatomische Untersuchungen festzustellen, wieviel Samenanlagen steril sind. Da dies nur für wenige Fruchtknoten möglich ist, wurden dann noch Vergleichskreuzungen gemacht und deren Kapseln ausgezählt. Darüber wird aber in einem besonderen Abschnitt berichtet.

Bei der *l*·*I* wurden die Samenanlagen von 4 Fruchtknoten geschnitten (beim Aufblühen, 1, 3 und 5 Tage nach der Bestäubung).

Bei der *Oe. odorata* mit *Berteriana*-Plasma und -Plastiden — kurz *v*·*I* (*Bert.*Pl.) genannt — waren es nur 2 Fruchtknoten (1 und 3 Tage nach der Bestäubung).

Bestäubt wurde mit Pollen der *I*·*I*, da dadurch, wie wir bei den Kreuzungen noch sehen werden, der beste Samenansatz erhalten wird.

Folgende Gruppen von Samenanlagen wurden unterschieden:

a) Die sterilen Samenanlagen. — Bei ihnen ist kein Embryosack entwickelt. Die 4 Gonen sind frühzeitig degeneriert. Sie werden zu dem sogenannten feinen Pulver.

b) Die unbefruchteten Samenanlagen mit einem normalen Embryosack. — Auch sie werden zu dem feinen Pulver und sind darin dann nicht von den sterilen zu unterscheiden.

c) Die befruchteten, aber nicht weiter entwickelten Samenanlagen. — Sie sind in der Entwicklung gehemmt, sterben dann ab und liefern das grobe Pulver.

d) Die befruchteten und normal sich weiter entwickelnden Samenanlagen. — Sie werden zu den großen Samen. Gelegentlich können die Embryonen früher oder später absterben. Dann kommt es zur Bildung von grobem Pulver oder geschrumpften Samen.

Im einzelnen braucht auf die Entwicklung des Oenotherenembryos nicht eingegangen zu werden, da sie schon mehrfach eingehend geschildert worden ist (z. B. bei RENNER 1914, 1921, HIORTH 1927, BINDER 1938, WEIDNER-RAUH 1939, SCHÜTZ 1939).

Das Kriterium für die Befruchtung war für die jungen Stadien der eingewachsene Pollenschlauch. Drei Tage nach der Bestäubung traten die ersten Größenunterschiede auf. Ein Teil der befruchteten Samenanlagen war deutlich größer als die unbefruchteten und sterilen. Bei der fünftägigen Kapsel war der Pollenschlauch oft nicht mehr gut zu finden, doch waren die befruchteten Samenanlagen von den unbefruchteten jetzt schon leicht durch ihre Größe, durch den meist mehrzelligen Embryo und durch das gut entwickelte Endosperm zu unterscheiden.

Die Ergebnisse der zeitraubenden und mühseligen Untersuchungen sind in Tabelle 2 zusammengefaßt. Bei jeder Kapsel waren einige (gewöhnlich 10—20) Samenanlagen (meist beschädigte) nicht zu identifizieren. Sie wurden nicht mitgezählt. Das ist mit ein Grund für die niedrige Zahl der Samenanlagen in jedem Fruchtknoten (letzte Spalte). Aber selbst wenn wir dies berücksichtigen, ist diese bei den Kapseln 6, 1 und 2 viel geringer als die durch Auszählung der Kreuzungskapseln ermittelte. Bei der *l·I* waren es im Fruchtknoten durchschnittlich 612 Samenanlagen (bei einer Streuung von 532—658 Samenanlagen), bei der *v·I* (*Bert.Pl.*) 479 Samenanlagen (404—523). Vielleicht sind trotz sorgfältiger Handhabung beim Fixieren und Hochführen einige Samenanlagen verlorengegangen. Möglicherweise war die verwendete Gaze nicht fein genug. Es fällt auf, daß die jüngsten Kapseln die kleinsten Zahlen haben. Da bei diesen Kapseln fertile und sterile Samenanlagen noch die gleiche Größe haben, ist anzunehmen, daß, wenn wirklich einige Samenanlagen verlorengegangen sind, diese im gleichen Verhältnis verlorengegangen sind, daß also die Prozentzahlen trotzdem stimmen. Diese differieren auch geringfügig.

Wenn wir die jüngeren und älteren Kapseln miteinander vergleichen, so sehen wir, daß 1 Tag nach der Bestäubung noch nicht der höchste Prozentsatz an befruchteten Samenanlagen erreicht ist. Ein Teil der Samenanlagen wird offenbar erst am zweiten Tag nach der Bestäubung befruchtet.

Befruchtete, aber gehemmte Samenanlagen sind nur wenige vorhanden. Ihr Vorhandensein überrascht nicht. Es wird sich in den meisten Fällen um *I·I*- bzw. *II·I*-Embryonen handeln (vgl. S. 489). Wären noch ältere Kapseln geschnitten worden, so wären dort noch mehr absterbende Samen zu erwarten gewesen. — Es war oft nicht leicht, bei so frühen Stadien einen beginnenden Verfall einwandfrei festzustellen. Nur solche Samenanlagen, bei denen der Inhalt des Embryosackes deutlich degeneriert erschien, wurden in diese Gruppe gezählt.

Weiter beobachten wir, daß ein Teil der fertilen Samenanlagen unbefruchtet bleibt. Dies ist eine ganz allgemeine Erscheinung als Folge wechselnder Affinitäten. In der Diskussion wird noch darauf zurückzukommen sein.

Tabelle 2.

Kapsel-Nr.	Kapsel	Fixiert am	Sterile Samenanlagen	Unbefruchtet	Befruchtet gehemmt	Befruchtet normal	Fertile Samenanlagen	Zahl der untersuchten Samenanlagen
6	<i>l</i> · <i>I</i> blühend . .	12. 8.	186 = 35,8 %	331 = 63,8 %	—	2 = 0,4 %	333 = 64,2 %	519
1	1 Tag nach der Bestäubung .	13. 8.	205 = 40,0 %	135 = 26,3 %	—	173 = 33,7 %	308 = 60,0 %	513
3	3 Tage nach der Bestäubung .	15. 8.	222 = 38,9 %	75 = 13,2 %	7 = 1,2 %	266 = 46,7 %	348 = 61,1 %	570
5	5 Tage nach der Bestäubung .	14. 8.	225 = 37,5 %	85 = 14,2 %	2 = 0,3 %	288 = 48,0 %	375 = 62,5 %	600
			i. D. 38,1 %				61,9 %	
2	<i>v</i> · <i>I</i> (<i>Bert. Pl.</i>)							
	1 Tag nach der Bestäubung .	14. 8.	144 = 34,9 %	150 = 36,4 %	2 = 0,5 %	116 = 28,2 %	268 = 65,1 %	412
4	3 Tagen nach der Bestäubung .	15. 8.	162 = 33,1 %	88 = 18,0 %	3 = 0,6 %	236 = 48,3 %	327 = 66,9 %	489
			i. D. 34,0 %				66,0 %	

Wie wir aus Tabelle 2 entnehmen können, sind bei der *l*·*I* 35,8—40 %, im Durchschnitt 38,1 % aller Samenanlagen steril. Die Sterilität der *v*·*I* (*Bert. Pl.*) scheint um wenige Prozent niedriger zu sein (im Durchschnitt 34,0 %), doch fand v. ZITEK, der die *v*·*I* (*Bert. Pl.*) auch untersuchte, eine durchschnittliche Sterilität von 38,3 %. Dieser Wert würde dem für die *l*·*I* durchaus entsprechen. Die Schwankung ist sehr gering. Durch SCHÜTZ (1939) und WEIDNER-RAUH (1939) wissen wir, daß die *B*·*l* eine partielle Sterilität um 40 % hat. Alle 3 Formen haben also eine etwa gleiche Sterilität. Das ist wichtig für die Beurteilung der Kreuzungen: die Kreuzungen der *l*·*I* lassen sich mit den entsprechenden Kreuzungen mit *B*·*l* ♀ und *v*·*I* (*Bert. Pl.*) ♀ vergleichen.

Erwähnt sei noch, daß der Embryosack immer aus der obersten Gone gebildet wurde. Es wäre ja auch denkbar gewesen, daß er aus einer anderen entstehen würde, falls die oberste den *II'*-Komplex enthält. Dies konnte aber nicht beobachtet werden. Eine Gonenkonkurrenz kommt also als Grund für die Eliminierung des *II'*-Komplexes nicht in Betracht. Auch Gonenkonkurrenz im engeren Sinn (nach RENNER) wurde nicht beobachtet. Man versteht darunter den Fall, daß sich in ein und derselben Samenanlage zwei Gonen entwickeln. Eine von ihnen gewinnt dann meist die Überhand, die andere bleibt zurück. Oder es bilden sich auch zwei Embryosäcke in der gleichen Samenanlage. Derartiges war nicht zu beobachten. — Nur einmal wurde eine *l*·*I*-Samenanlage gefunden, bei der 2 Gonen etwas vergrößert waren, und zwar merkwürdigerweise die beiden mittelsten. Sie hatten sich aber nicht weiter entwickelt. Die Samenanlage war steril.

Bei der *v*·*I* (*Bert. Pl.*) fielen eine kleinere Anzahl von sterilen Samenanlagen dadurch auf, daß die oberste Gone etwas vergrößert war. Sie war dann aber bald in der Entwicklung stehengeblieben.

C. Die Kreuzungen.

In den Jahren 1952 und 1953 wurden die *l*·*I*, *B*·*l* und *v*·*I* (*Bert. Pl.*) je mit den Homozygoten *I*·*I* und *Oe. scabra* gekreuzt. Von den zahlreichen Kreuzungskapseln wurden zumeist 20, gelegentlich nur 15 in der üblichen Weise ausgezählt.

Nur für 10 Kapseln mit dem besten Samenansatz wurden die Mittelwerte berechnet. Sie sind für die verschiedenen Kreuzungen in der Tabelle 3 angegeben. Da es darauf ankam, die Zahl der befruchteten Samenanlagen zu bestimmen, stehen in der ersten Spalte die Prozentsätze für große Samen + geschrumpfte Samen + grobes Pulver, in der zweiten Spalte die Werte für die großen Samen allein. Die nicht aufgeführte Differenz entspricht dem prozentualen Anteil der geschrumpften Samen + grobes Pulver, zu dem sich Samenanlagen mit später oder früher absterbenden Embryonen entwickeln. In den nächsten Spalten haben wir die Werte für jeweils die Kapsel mit dem besten bzw. schlechtesten Samenansatz. Für die Kurven der Abb. 1, 2a, 2b wurden jeweils die Einzelwerte für die großen Samen + geschrumpften Samen + grobes Pulver = Zahl der befruchteten Samenanlagen verwendet.

Es ist vielleicht nicht unnötig, zu begründen, warum die Kreuzungen gemacht, die Kapseln ausgezählt wurden, selbst wenn bei der Besprechung aller Untersuchungen eine Wiederholung unvermeidlich ist.

Zweck dieser Versuche war es, festzustellen, ob bei der $l \cdot I$ fertile II' -Samenanlagen vorhanden sind oder nicht.

Folgende 3 Möglichkeiten wären denkbar:

1. Befruchtungsfähige II' -Samenanlagen fehlen

a) weil die Chromosomen des II' -Komplexes infolge Polarisierung nicht in die regelmäßig zum Embryosack sich entwickelnde oberste Gone gelangen;

b) wegen Gonenkonkurrenz (diese ist aber nach den anatomischen Untersuchungen nicht vorhanden);

c) weil die Samenanlagen mit der den II' -Komplex enthaltenden obersten Gone frühzeitig degenerieren.

Da bei der $l \cdot I$ nachgewiesenermaßen der Anteil an sterilen Samenanlagen [38,1% (Tabelle 2, S. 487)] etwa derselbe ist wie bei der $v \cdot I$ (*Bert. Pl.*) [34,0% (Tabelle 2) bzw. 38,3% (*v. ZITEK*)] und nur wenig geringer als bei der $B \cdot l$ (etwa 40%), die fertilen Samenanlagen demzufolge gleich häufig sind, müßte der Samenansatz bei den Vergleichskreuzungen etwa derselbe sein. Allerdings ist dabei zu bedenken, daß die Samenanlagen mit verschiedenen konstituierten Eizellen die gleichen Pollenschläuche verschieden gut anziehen. Etwa auftretende Unterschiede könnten möglicherweise durch Berücksichtigung der sonst ermittelten Affinitäten erklärt werden. Bei der $l \cdot I$ würden auf Grund der aufgezogenen $l \cdot I \times I \cdot I$ -Kreuzungen je ein Drittel der fertilen Samenanlagen l -, I - und II' -Samenanlagen sein.

2. Fertile II' -Samenanlagen sind vorhanden. Sie ziehen aber keine Pollenschläuche an, bleiben unbefruchtet und werden zu feinem Pulver. Da die l -, I - und II' -Samenanlagen gleich häufig sind, was auf eine gleich wahrscheinliche verschiedene Einordnung der beiden Ringe in der Metaphase hinweist, würden die II' -Samenanlagen ein Viertel der fertilen Samenanlagen ausmachen. Der Samenansatz bei den Kreuzungen mit der $l \cdot I$ ♀ müßte demzufolge um ein Viertel niedriger sein als bei den Vergleichskreuzungen. Bei etwaigen Unterschieden sind die verschiedenen Affinitäten zu berücksichtigen.

3. Die II' -Samenanlagen werden befruchtet; die Embryonen sterben aber ab. Das hätte einen größeren Anteil an geschrumpften Samen und grobem Pulver als bei den Vergleichskreuzungen zur Folge.

Tabelle 3.

Kreuzung	Jahr	Durchschnittswerte			Beste Kapsel			Schlechteste Kapsel		
		% große Samen + ge- schrunpft e Samen + grobes Pulver (= Zahl der befruch- teten Samen- anlagen)	% große Samen	% feines Pul- ver	% große Samen	% geschr. Samen + grobes Pulver	% feines Pulver	% große Samen	% geschr. Samen + grobes Pulver	% feines Pulver
<i>l·I</i> × <i>hsc·hsc</i>	1952	43,2±3,1	41,3±2,9	56,8	47,6	0,9	51,5	37,3	0,8	61,9
	1953	43,5±3,0	42,8±3,4	56,5	47,8	0,2	52,0	37,6	0,2	62,2
<i>l·I</i> × <i>I·I</i>	1952	51,4±1,8	47,7±2,8	48,6	52,3	1,4	46,3	43,8	5,4	50,8
	1953	52,9±2,4	46,0±5,8	47,1	56,5	2,0	41,5	39,4	11,0	49,6
<i>B·l</i> × <i>hsc·hsc</i>	1952	50,0±3,7	49,4±3,5	50,0	54,5	0,7	44,8	44,6	—	55,4
	1953 ¹	51,8±4,5	51,3±4,7	48,2	58,4	0,2	41,4	45,5	1,3	53,2
<i>B·l</i> × <i>I·I</i>	1952	55,1±3,9	53,6±3,6	44,9	59,9	1,0	39,1	49,9	0,2	49,9
	1953 ¹	56,7±2,3	55,9±2,6	43,3	59,7	0,7	39,6	53,3	—	46,7
<i>v·I</i> (<i>Bert.</i> <i>Pl.</i>) × <i>hsc·hsc</i>	1952	26,3±7,1	26,0±7,1	73,7	38,6	0,6	60,8	18,6	0,4	81,0
	1953	24,1±4,0	23,2±4,0	75,9	31,7	1,0	67,3	19,1	1,2	79,8
<i>v·I</i> (<i>Bert.</i> <i>Pl.</i>) × <i>I·I</i>	1952	59,0±1,9	57,0±2,0	41,0	61,3	1,2	37,6	54,3	2,3	43,4
	1953	57,3±3,3	46,8±4,2	42,7	55,7	5,0	39,3	42,1	11,8	46,2

¹ Die Werte für die *B·l*-Kreuzungen des Jahres 1953 verdanke ich Herrn HUBER.

Eine Besprechung der einzelnen Kreuzungen erübrigt sich. Nur einige ergänzende Bemerkungen sind notwendig.

Bei den *l·I* × *I·I*-Kreuzungen fällt auf, daß die Einzelwerte für geschrumpfte Samen + grobes Pulver stark schwanken und zum Teil sehr hoch sind. Es wurden gezählt: 1952 zwischen 1% und 15,6%, 1953 sogar zwischen 2,0% und 25,4%. Wir können mit gutem Grund annehmen, daß in den meisten in der Entwicklung stehengebliebenen Samenanlagen *I·I*- und *I·II*-Embryonen stecken. SCHWEMMLE (1938) hat schon beobachtet, daß die *I·I* und *l·II* besonders schwächlich sind. v. ZITEK hat nachgewiesen, daß die *I·I*-Embryonen unter dem Einfluß ungünstiger Witterungsverhältnisse, vor allem niedriger Temperaturen, leicht absterben. Deshalb haben wir in allen Kreuzungen, in denen *I·I* auftreten können, einen stark wechselnden Anteil an geschrumpften Samen und grobem Pulver. Embryonen mit dem Austauschkomplex *II'* stecken auf jeden Fall darin nicht. Es müßte dann ein größerer Mindestprozentsatz an geschrumpften Samen und grobem Pulver vorhanden sein. Werte von 1—2%, wie sie ja gefunden wurden, wären nicht möglich. — Die Gesamtzahl der Samenanlagen in einer Kapsel der *l·I* betrug im Durchschnitt 1952 547 (476—628), 1953 612 (532—658).

Bei den *v·I* (*Bert.*-*Pl.*) × *hsc·hsc*-Kreuzungen ist der Samenansatz sehr niedrig. Die Affinität *v*—*hsc* ist gering. Dabei ergaben Untersuchungen aus früheren Jahren beträchtliche Schwankungen (SCHWEMMLE-KOEPCHEN 1953, LOERTZER). Das scheint auch innerhalb einer Vegetationsperiode der Fall zu sein. Im Juli war bei diesen Kreuzungen der Samenansatz relativ am besten, um im August

stark abzusinken. Auch die Affinität $I-hsc$ ist nicht hoch. Jedenfalls können diese Kreuzungen zum Vergleich mit den $l \cdot I \times hsc \cdot hsc$ -Kreuzungen nicht verwendet werden.

Bei den $v \cdot I$ (*Bert.Pl.*) $\times I \cdot I$ -Kreuzungen ist der Anteil an geschrumpften Samen + grobem Pulver wieder höher, besonders im Jahre 1953, weil hier wieder $I \cdot I$ auftreten.

Vergleichen wir nun an Hand der Tabelle und der Abbildungen die verschiedenen Kreuzungen miteinander.

Die $l \cdot I \times hsc \cdot hsc$ -Kreuzungen setzen durchweg schlechter an als die $B \cdot l \times hsc \cdot hsc$ -Kreuzungen. Der Unterschied ist im Jahre 1952 mit 95%, im Jahre 1953

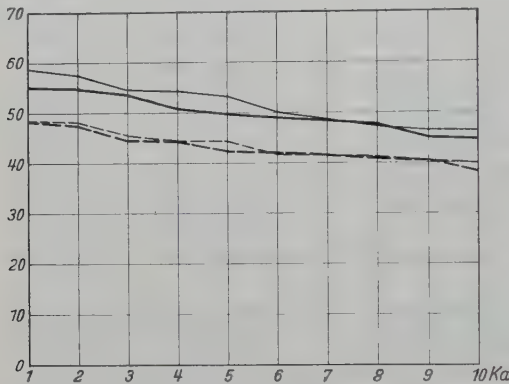


Abb. 1. Prozent befruchtete Samenanlagen (große + geschrumpfte Samen + grobes Pulver).

1952 ————— $B \cdot l \times hsc \cdot hsc$ M = 50,0 \pm 3,7
 - - - - - $l \cdot I \times hsc \cdot hsc$ M = 43,2 \pm 3,1
 1953 ————— $B \cdot l \times hsc \cdot hsc$ M = 51,8 \pm 4,5
 - - - - - $l \cdot I \times hsc \cdot hsc$ M = 43,5 \pm 3,0

schnittswert 50% für die $B \cdot l \times hsc \cdot hsc$ -Kreuzungen aus, so wäre der um ein Viertel erniedrigte Wert für die $l \cdot I \times hsc \cdot hsc$ -Kreuzungen 37,5%; unter Berücksichtigung der Affinitäten müßte er noch geringer sein. Der tatsächlich gefundene Durchschnittswert ist aber 43,2%.

Für 1953 ergibt sich das gleiche Bild. Die Höchstwerte bei den $B \cdot l \times hsc \cdot hsc$ -Kreuzungen liegen um 58%, der Mittelwert etwa bei 52%. Daraufhin sollte man für die $l \cdot I \times hsc \cdot hsc$ -Kreuzungen Höchstwerte unter 43,5% und einen Mittelwert von weniger als 39% erwarten, falls der Ansatz bei dieser Kreuzung um ein Viertel tiefer läge als bei den $B \cdot l \times hsc \cdot hsc$ -Kreuzungen. In Wirklichkeit sind die Werte für die $l \cdot I \times hsc \cdot hsc$ -Kreuzungen höher; die Höchstwerte liegen bei 48%, der Mittelwert beträgt 43,5%. Die unterschiedlichen Affinitäten allein bestimmen den Unterschied bei den beiden Vergleichskreuzungen.

Die Kurven für den Samenansatz für die $B \cdot l \times I \cdot I$ - und $v \cdot I$ (*Bert.Pl.*) $\times I \cdot I$ -Kreuzungen zeigen, daß dieser im Jahre 1952 bei den ersten 5 Kapseln, 1953 bei allen 10 Kapseln gleich gut ist. Bei den $l \cdot I \times I \cdot I$ -Kreuzungen ist er geringer. Der Unterschied ist im Jahre 1952 gegen die $v \cdot I$ (*Bert.Pl.*) $\times I \cdot I$ -Kreuzungen mit 99% Wahrscheinlichkeit, gegen die $B \cdot l \times I \cdot I$ -Kreuzungen nicht gesichert. Im Jahre 1953 ist er gegenüber den beiden Vergleichskreuzungen mit 95% Wahrscheinlichkeit gesichert. Der Unterschied macht aber bei weitem nicht ein Viertel des Samenansatzes bei den Kreuzungen mit $B \cdot l \times I \cdot I$ und $v \cdot I$ (*Bert.Pl.*) $\times I \cdot I$ aus. Sonst

mit 99% Wahrscheinlichkeit statistisch gesichert. Er macht aber nicht ein Viertel des Samenansatzes bei den $B \cdot l \times hsc \cdot hsc$ -Kreuzungen aus, er ist vielmehr geringer. Die höchsten Werte liegen bei diesen 1952 um 55%. Wären bei den $l \cdot I \times hsc \cdot hsc$ -Kreuzungen um ein Viertel weniger Samenanlagen befruchtet worden, so sollten wir Bestwerte um 41% erwarten. Da die Affinitäten $I-hsc$ und wohl auch $II-hsc$ geringer sind als die Affinität $B-hsc$, kämen wir zu noch niedrigeren Werten. Gefunden wurde aber für die erste Kapsel ein Wert von 48,5%. Gehen wir von dem Durch-

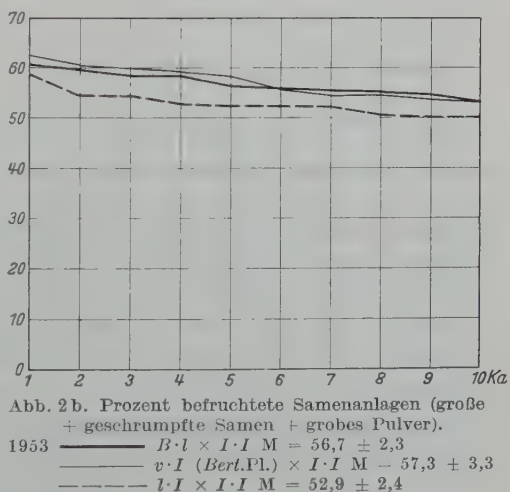
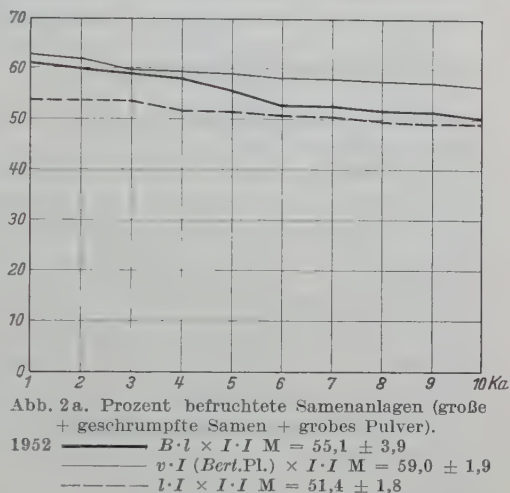
müßten die $l \cdot I \times I \cdot I$ -Kreuzungen z. B. im Jahre 1953 Höchstwerte ungefähr um 45% und einen Mittelwert von 43% aufweisen. Tatsächlich aber beträgt der höchste Wert 58,5%, der Mittelwert 52,9%. Daß die $l \cdot I \times I \cdot I$ -Kreuzungen doch etwas schlechter ansetzen, mag seinen Grund darin haben, daß die $l \cdot I$ weniger häufig sind als man nach der sonst ermittelten Affinität $l-I$ erwarten sollte. Möglicherweise ist auch die Affinität $II-I$ doch etwas niedriger als $v-I$ bzw. $I-I$.

Jedenfalls zeigen auch die Vergleichskreuzungen mit $I \cdot I \text{ ♂}$ — und zwar noch besser als die mit $hsc \cdot hsc \text{ ♂}$ —, daß der Samenansatz bei den Kreuzungen mit $l \cdot I \text{ ♀}$ bei weitem nicht um $\frac{1}{4}$ erniedrigt ist. Wir müssen daraus schließen, daß keine fertilen Samenanlagen mit dem Austauschkomplex II' vorhanden sind. Von den auf S. 488 erörterten 3 Möglichkeiten scheiden 2 und 3 aus.

Im übrigen stimmen die Kreuzungsergebnisse gut mit den embryologischen Untersuchungen überein. Das feine Pulver muß ja den sterilen und unbefruchteten Samenanlagen entsprechen, die Summe aus großen Samen + geschrumpften Samen + grobem Pulver den befruchteten. Bei den Kapseln 3 und 5 ($l \cdot I$, Tabelle 2, S. 487) machen die befruchteten Samenanlagen etwa 48% aus. Die Summe der großen Samen + geschrumpften Samen + grobem Pulver bei der Kreuzung $l \cdot I \times I \cdot I$ bewegt sich zwischen 58,5 und 37,0% (Mittelwert 52,9%). Die Übereinstimmung ist also für die $l \cdot I$ recht gut. — Auch die Kapsel 4 [$v \cdot I$ (*Bert.Pl.*)] mit ihren etwa 49% befruchteten Samenanlagen liegt durchaus im Bereich der Summe aus großen Samen + geschrumpften Samen + grobem Pulver der Kreuzung $v \cdot I$ (*Bert.Pl.*) $\times I \cdot I$ (62,4% bis 41,9%).

Diskussion.

Unabhängig von den zum Teil schon vorweg genommenen Ergebnissen sollen nun noch einmal alle Möglichkeiten, die für das Fehlen der Kombinationen mit dem Austauschkomplex II' in Kreuzungen verantwortlich gemacht werden können, im Zusammenhang erörtert werden. Mit folgenden Möglichkeiten ist zu rechnen.



1. Fertile Embryosäcke mit dem *II'*-Komplex werden gebildet
 - a) sie degenerieren vor der Befruchtung,
 - b) sie werden nicht befruchtet infolge mangelnder Affinitäten zu den Pollenschläuchen,
 - c) sie werden befruchtet, aber die Zygoten sterben nachträglich ab.
2. Es werden keine fertilen Embryosäcke mit dem *II'*-Komplex gebildet
 - a) infolge von Polarisierung in der Reduktionsteilung,
 - b) infolge von Gonenkonkurrenz;
 - c) die Samenanlagen, deren oberste Gone den *II'*-Komplex enthält, bilden überhaupt keine Embryosäcke.

Von vornherein lassen sich auf Grund der vorbesprochenen Untersuchungen die Möglichkeiten 1a), 1c) und 2b) ausschließen, und zwar aus folgenden Gründen: Wäre die Möglichkeit 1a) verwirklicht, so wäre bei den anatomischen Untersuchungen bei der *l·I* stets eine größere Anzahl unbefruchteter Samenanlagen mit degeneriertem Embryosack zu beobachten gewesen. Das war aber nicht der Fall. Auch Gonenkonkurrenz (Möglichkeit 2b) wäre bei den embryologischen Untersuchungen unmittelbar zu beobachten gewesen, falls sie der Grund für die Eliminierung des *II'*-Komplexes wäre. Wie schon auf S. 487 dargelegt, war auch das nicht der Fall. Wäre die Möglichkeit 1c) der Grund für das Fehlen der *II'*-Kombinationen (auf diese Weise wird z. B. nach BINDER die *l·I* mit *odorata*-Plastiden eliminiert), so müßten die *l·I*-Kreuzungen stets einen größeren Mindestprozensatz an geschrumpften Samen + grobem Pulver aufweisen; aber auch das war nicht der Fall.

Nun zu den übrigen Möglichkeiten.

1b). Es wäre denkbar, daß die *II'*-Samenanlagen einen Embryosack bilden und somit äußerlich von den fertilen Samenanlagen nicht zu unterscheiden wären, daß sie aber trotzdem nicht befähigt wären, irgendwelche Pollenschläuche anzuziehen. Bei den embryologischen Untersuchungen war zu beobachten, daß ein Teil der fertilen Samenanlagen unbefruchtet bleibt. Sollten dies vielleicht die *II'*-Samenanlagen sein? — Wenn nur die *l·I* unbefruchtete fertile Samenanlagen aufweisen würde, läge diese Vermutung tatsächlich nahe.

Nun ist aber auch bei Formen, bei denen auf Grund ihrer Chromosomenanordnung keine Austauschkomplexe gebildet werden können, wie z. B. bei der *Oe. Berteriana* mit einer Vierzehnerkette, beobachtet worden, daß ein Teil der Samenanlagen mit normalem Embryosack nicht befruchtet wird. WEIDNER-RAUH fand, daß bei den Kreuzungen mit der *Oe. Berteriana* auch bei guten Bestäubungsverhältnissen immer mehr feines Pulver gebildet wird, als dem in embryologischen Untersuchungen gefundenen Sterilitätsprozensatz entspricht. Also auch dort muß ein Teil der an sich fertilen Samenanlagen unbefruchtet geblieben sein (bei freier Bestäubung sind es sogar 10—20%). Auch SCHWEMMLE (1949) beobachtete, daß nicht alle befruchtungsfähigen Samenanlagen befruchtet werden. Die unbefruchtet gebliebenen Samenanlagen können also keine Austauschkomplexe enthalten haben, sondern müssen den befruchteten Samenanlagen gleich sein.

Das gilt auch für die *v·I* (*Bert. Pl.*). Auch da sind ja (Tabelle 2, S. 487) bei der dreitägigen Kapsel noch ziemlich viele unbefruchtete fertile Samenanlagen vorhanden. Nun ist es aber sehr wahrscheinlich, daß die Befruchtung 3 Tage nach

der Bestäubung ihr Höchstmaß bereits erreicht hatte. Was zu dieser Zeit noch nicht befruchtet war, wäre wohl auch unbefruchtet geblieben. Aber auch die $v \cdot I$ hat eine Vierzehnerkette. Mit dem Auftreten von Austauschkomplexen ist also auch hier nicht zu rechnen; vielmehr müssen die unbefruchteten Samenanlagen den befruchteten ihrer genetischen Konstitution nach gleich sein.

Aus dem allen geht hervor, daß wir auch bei der $l \cdot I$ von vornherein mit einem gewissen Prozentsatz unbefruchtet gebliebener Samenanlagen, die dann mit zum feinen Pulver werden, rechnen müssen, weil eben auch ein Teil der l -, I - und II -Samenanlagen die Pollenschläuche nicht chemotropisch anzuziehen vermögen. Wie viele es sind, hängt von der Konstitution der zur Bestäubung verwendeten Pollenkörner ab. Wir haben ja gesehen, daß in den $v \cdot I \times hsc \cdot hsc$ -Kreuzungen der Samenansatz schlecht ist (26,3 % bzw. 24,1 %), weil nach SCHWEMMLE-KOEPCHEN (1953) die Affinitäten $v-hsc$ aber auch $I-hsc$ nicht hoch sind. Weil wir bei der $l \cdot I$ neben den l - die I - und II -Samenanlagen haben, welche letztere offensichtlich, nach den Aufzuchten zu schließen, ebenfalls die hsc -Schläuche nicht gut anziehen, sinkt auch bei den $l \cdot I \times hsc \cdot hsc$ -Kreuzungen der Samenansatz ab (43,2 bzw. 43,5 % gegenüber 50,0 bzw. 51,8 % bei den $B \cdot l \times hsc \cdot hsc$ -Kreuzungen); das feine Pulver nimmt zu.

Der Nachweis unbefruchtet gebliebener Samenanlagen besagt also nicht, daß bei der $l \cdot I$ II' -Samenanlagen vorhanden sind. Daß sie ganz fehlen, ist aber damit noch nicht bewiesen.

Nun ist aus der Tabelle 2, S. 487 zu entnehmen, daß 60—65 % der Samenanlagen fertil sind. Da die l -, I - und II -Samenanlagen gleich häufig sind, wird das auch bei den etwa vorhandenen II' -Samenanlagen so sein. Ein Viertel der fertilen Samenanlagen, also 15 %, bezogen auf alle Samenanlagen einschließlich der sterilen, wären II' -Samenanlagen, die, unbefruchtet geblieben, zu feinem Pulver werden, wie die nachgewiesenen 35—40 % sterilen Samenanlagen. Das feine Pulver müßte also auch bei bestem Samenansatz mindestens 50—55 % ausmachen. Da auch von den l -, I - und II -Samenanlagen ein gut Teil unbefruchtet bleibt, müßte der Anteil noch erheblich größer sein. Aus der Tabelle 3, S. 489 ist aber zu ersehen, daß bei den $l \cdot I \times I \cdot I$ -Kreuzungen der Jahre 1952 und 1953, die am besten ansetzten, bei jeweils den ersten 10 Kapseln das feine Pulver nur zwischen 46,3 % und 50,8 % bzw. 41,5 % und 49,6 % ausmacht. Dabei sind viele Samenanlagen unbefruchtet geblieben, denn im Höchstfall sind 53,7 % bzw. 58,5 % fertile Samenanlagen befruchtet worden. Der Anteil an feinem Pulver ist also viel geringer als er sein müßte, wenn II' -Samenanlagen vorhanden wären und, nur nicht befruchtet, zum feinen Pulver würden.

Wir können deshalb mit gutem Grund annehmen, daß II' -Samenanlagen nicht vorhanden sind.

Das haben ja auch die in Abschnitt C behandelten Vergleichskreuzungen gezeigt. Auf die aus den Befunden gezogenen Folgerungen sei hier nur verwiesen (S. 491).

Für das Fehlen der II' -Samenanlagen sprechen auch die nachfolgenden Berechnungen.

Nach den anatomischen Untersuchungen sind bei der $l \cdot I$ etwa 40 % der Samenanlagen steril, 60 % fertil. Fehlen die II' -Samenanlagen, so wären es je 20 % l -, I - und II -Samenanlagen (Fall 1); wären II' -Samenanlagen vorhanden, so würde der Anteil jeweils nur 15 % ausmachen (Fall 2).

Die aus den $B \cdot l \times I \cdot I$ -Kreuzungen ermittelte Affinität $l-I$ ist 24,7. Bei der $B \cdot l$ sind 65% der Samenanlagen fertil, also je 32,5% B - bzw. l -Samenanlagen. Aber die l -Samenanlagen werden gemäß der ermittelten Affinität nicht alle befruchtet, sondern nur zu einem Bruchteil, nämlich 24,7/32,5. Wenn wir annehmen, daß bei der $l \cdot I$ 20% l -Samenanlagen vorhanden sind, so müßten in den $l \cdot I \times I \cdot I$ -Kreuzungen $24,7/32,5 \cdot 20 = 15,2\%$ $l \cdot I$ auftreten; für den Fall, daß es nur 15% l -Samenanlagen sind, wären $24,7/32,5 \cdot 15 = 11,4\%$ $l \cdot I$ zu erwarten. Gezählt wurden aber 16,1% $l \cdot I$.

In der nachfolgenden Tabelle sind die gemäß den beiden Möglichkeiten errechneten und die tatsächlich ermittelten Werte für verschiedene Kombinationen aus Kreuzungen mit der $l \cdot I$ ♀ zusammengestellt. (Die Werte für die II -Kombinationen wurden nicht berechnet, da die Affinitäten nicht bekannt sind.)

Tabelle 4.

Kombi- nation	Errechnete Häufigkeit der Kombinationen		Tat- sächlich gefunden
	Fall 1	Fall 2	
$l \cdot I$	15,2	11,4	16,1
$I \cdot I$	13,2	9,9	13,9
$l \cdot hsc$	15,9	11,9	13,7
$I \cdot hsc$	10,9	8,2	16,3

Wir sehen, daß die Häufigkeit der in den verschiedenen Aufzuchten möglichen Kombinationen sehr dafür spricht, daß tatsächlich bei der $l \cdot I$ je 20% der Samenanlagen l - und I -Samenanlagen sind, demzufolge die II' -Samenanlagen fehlen. Mit einer besseren Übereinstimmung ist bei der geringen Zahl von Aufzuchten nicht zu rechnen.

Damit scheidet auch die Möglichkeit 1b) aus.

Nummehr wäre die Möglichkeit 2a) zu diskutieren. Infolge von Polarisation in der Reduktionsteilung, die verschiedentlich angenommen wurde [von TÄCKHOLM (1922) für *Rosa*, von RUDLOFF (1931), GERHARD (1930), LANGENDORF (1930) für *Oenotheren* der *biennis*-Gruppe), gelangt der Austauschkomplex II' nie in die oberste, mikropylarwärts gelegene Gone, aus der der Embryosack sich ausschließlich entwickelt. Dabei sind zwei gesicherte Befunde zugrunde zu legen:

1. Samenanlagen mit dem II' -Komplex sind nicht nachzuweisen.
2. Die l -, I - und II -Samenanlagen sind gleich häufig.

Bei der $l \cdot I$ haben wir einen Achter- und einen Viererring. Bezeichnen wir willkürlich die 4 l -Chromosomen des Achterrings mit $l1-4$, die 4 I -Chromosomen des gleichen Ringes mit $I1-4$ und entsprechend die je 2 l - bzw. I -Chromosomen des Viererrings mit $l5-6$ bzw. $I5-6$. Das freie Paar bleibt unberücksichtigt, denn dieses ordnet sich, wie die Spaltungen zeigen, zufallsmäßig in die Äquatorialplatte der Metaphase ein. Demnach hätten wir die beiden ursprünglichen Komplexe $l: l1-4 \quad l5-6$

$I: I1-4 \quad I5-6$

und die Austauschkomplexe

$II': l1-4 \quad I5-6$

$II: l1-4 \quad l5-6$

Die Zuordnung der beiden Ringe in der Metaphase, die zur Bildung der 4 möglichen Komplexe führt, ist gleich wahrscheinlich. Aber infolge Polarisation gelangen immer nur die Chromosomen des II -Komplexes in die oberste Gone. Die Anordnung in der Metaphase wäre also:

Mikropyl. Gone: $l1-4 \quad l5-6: l$ -Samenanl. $I1-4 \quad l5-6: II$ -Samenanl.

Chalaz. Gone: ~~$I1-4 \quad I5-6$~~ ~~$l1-4 \quad l5-6$~~

Mikropyl. Gone: $I1-4 \quad I5-6: I$ -Samenanl. $l1-4 \quad l5-6: II$ -Samenanl.

Chalaz. Gone: ~~$l1-4 \quad l5-6$~~ ~~$I1-4 \quad I5-6$~~

Demzufolge müßten die *II*-Samenanlagen doppelt so häufig sein als die *l*- und *I*-Samenanlagen. Das ist nicht der Fall. Somit ist diese Möglichkeit nicht verwirklicht.

Es ließe sich aber eine Möglichkeit konstruieren, die die gleiche Häufigkeit der *l*-, *I*- und *II*-Komplexe erklären könnte.

Infolge Polarisation gelangen die *I*-Chromosomen des Achterringes doppelt so häufig in die obere Gone als die *l*-Chromosomen. Im ersten Fall werden die 2 *l*- bzw. 2 *I*-Chromosomen gleich wahrscheinlich den 4 *I*-Chromosomen des Achterringes zugeteilt. Falls aber die Anordnung so ist, daß die 4 *l*-Chromosomen in die obere Gone gelangen, wird der Viererring immer nur so angeordnet, daß auch dessen beiden *l*-Chromosomen in die obere Gone kommen. Die Anordnungen in der Metaphase wären also:

Mikropyl. Gone: *I*1—4 *I*5—6: *I*-Samenanl. *I*1—4 *I*5—6: *II*-Samenanl.

Chalaz. Gone: ~~*I*1—4~~ — ~~*I*5—6~~ ~~*I*1—4~~ — ~~*I*5—6~~

Mikropyl. Gone: *l*1—4 *l*5—6: *l*-Samenanl.

Chalaz. Gone: ~~*l*1—4~~ — ~~*l*5—6~~

Es würde also im letzten Fall zudem eine eigenartige Wechselbeziehung zwischen den 4 *l*-Chromosomen des Achterringes und den 2 *l*-Chromosomen des Viererrings bestehen. Warum wird aber in diese nicht auch das *l*-Chromosom des freien Paares einbezogen? Schon aus diesem Grund ist es doch wenig wahrscheinlich, daß diese immerhin konstruierbare Möglichkeit verwirklicht ist.

Somit bleibt nur noch die Möglichkeit 2c):

Infolge der möglichen und gleich wahrscheinlichen Einordnung der beiden Ringe in der Metaphase entstehen die Gonen mit dem *l*-, *I*- und den beiden Austauschkomplexen *II* und *II'* gleich häufig. Die Gonen mit dem *II'*-Komplex degenerieren aus unbekannten Gründen. Die Samenanlagen werden zu feinem Pulver. Solches wird auch von den von Anfang an sterilen Samenanlagen, die nur bei der *Oe. argentea* fehlen (WEIDNER-RAUH 1939), gebildet. Eine Unterscheidung ist nicht möglich. Da die *l*-, *I*- und *II*-Samenanlagen gleich häufig sind (je 20% aller Samenanlagen), werden wir mit größter Wahrscheinlichkeit für die hernach sterilen *II'*-Samenanlagen den gleichen Anteil annehmen können. Bei den anatomischen Untersuchungen wurden 35—40% sterile Samenanlagen gefunden. In ihnen sind auch die 20% mit degenerierten *II'*-Gonen enthalten. Ziehen wir diese ab, so kommen wir zu einer Grundsterilität von 15—20%. Diese ist wesentlich geringer als die der *Oe. Berteriana* mit 35—40%¹ oder der *odorata* mit 40% sterilen Samenanlagen. Aber schon WEIDNER-RAUH hat festgestellt, daß diese nicht erklärbare Grundsterilität bei den verschiedenen Formen recht unterschiedlich sein kann.

Zu einer gleich niedrigen Grundsterilität kommt HUBER, der die *B·I* mit der gleichen Fragestellung wie ich die *l·I* untersuchte. Die *B·I* stammt ebenfalls aus der Kreuzung *Oe. Berteriana* (*B·l*) × *Oe. odorata* (*v·I*). Sie hat in der Diakinese 2 Sechseringe und ein freies Paar. Obwohl demnach eine Spaltung möglich wäre, konnte eine solche weder in Selbstungen noch in Kreuzungen nachgewiesen werden. Auch er hat angenommen, daß die Gonen mit den Austauschkomplexen zugrunde gehen. Die Samenanlagen mit diesen werden zu feinem

¹ Die Sterilität scheint in den verschiedenen Jahren etwas zu schwanken; vgl. HUBER. Z. Vererbungslehre. Bd. 86.

Pulver. Sofern diese so häufig sind wie die mit dem *B*- und *I*-Komplex, deren prozentualer Anteil durch Kreuzungen ermittelt wurde, so kommt er nach Abzug von dem durch anatomische Untersuchungen ermittelten Prozentsatz steriler Samenanlagen zu der Grundsterilität von 18%. Er weist auf die dann auch für die *l*·*I* geltende Möglichkeit hin, daß diese Grundsterilität ganz allgemein durch Unregelmäßigkeiten in der Chromosomenanordnung während der Metaphase der Meiosis bedingt ist. Da solche Unregelmäßigkeiten bei Formen mit Vierzehnerketten bzw. -ringen sehr viel häufiger sind als bei Formen mit 2 Ringen, wäre das Absinken der Grundsterilität von 40% bei der *Oe. Berteriana* auf etwa 20% bei der *B*·*I* und *l*·*I* verständlich. Da bei der *B*·*I* keiner der beiden möglichen Austauschkomplexe nachzuweisen ist, konnte HUBER die Möglichkeit einer Polarisierung nicht ausschließen. In dieser Hinsicht ist die *l*·*I* ein günstigeres Objekt, denn bei ihr sind die Samenanlagen mit dem Austauschkomplex *II* so häufig wie die mit dem *l*- bzw. *I*-Komplex. Dadurch konnte gezeigt werden, daß Polarisierung, wenigstens bei der *l*·*I*, nicht vorhanden ist. Wegen der weitgehenden Übereinstimmung der Befunde HUBERS für die *B*·*I* mit den für die *l*·*I* kann mit großer Wahrscheinlichkeit gefolgert werden, daß es auch bei der *B*·*I* keine Polarisierung gibt.

Zusammenfassung.

1. Die *l*·*I* aus der Kreuzung *Oenothera Berteriana* (*B*·*l*) × *Oe. odorata* (*v*·*I*) hat die nochmals bestätigte Chromosomenanordnung 8 + 4 + 2.

2. Von den beiden möglichen Austauschkomplexen konnte nur einer, der Komplex *II*, mit 4 *I*- und 2 *l*-Chromosomen, und zwar in der gleichen Häufigkeit wie die Komplexe *l* und *I*, erfaßt werden. Die Partner des freien Paares, das eine unabhängige Spaltung nach Tupfung der Petalen bedingt, bleiben dabei unberücksichtigt.

3. Es wurde nachgewiesen, daß die Gonen mit dem Austauschkomplex *II'* (mit 4 *l*- und 2 *I*-Chromosomen) aus unbekannten Gründen degenerieren. Samenanlagen mit diesen werden steril und hernach zu feinem Pulver. Andere Erklärungsmöglichkeiten für das Fehlen des Komplexes *II'* konnten ausgeschlossen werden.

4. Polarisierung, derzufolge die verschiedenen aus der Einordnung der beiden Ringe in die Spindel der Meiosis sich ergebenden Möglichkeiten der Verteilung der Chromosomen nicht gleich wahrscheinlich sind, kommt nicht vor, auch nicht bei der von HUBER untersuchten *B*·*I* aus der gleichen Ausgangskreuzung mit der Chromosomenanordnung 6 + 6 + 2.

Literatur.

- BINDER, M.: Die Eliminierung der *l*·*I*-Embryonen mit Plastiden der *Oe. odorata*. Z. Vererbungslehre **75**, 739 (1938). — GERHARD, K.: Genetische und zytologische Untersuchungen an *Oe. grandiflora*. Jena. Z. Naturwiss. **64**, 283 (1930). — HAUSTEIN, E.: Die Endenbezeichnung der Chromosomen einiger Oenotheren aus dem Subgenus *Raimannia*. Z. Vererbungslehre **84**, 417 (1952). — HIORTH, G.: Zur Kenntnis der Homozygoten-Eliminierung und der Pollenschlauchkonkurrenz bei *Oenothera*. Z. Vererbungslehre **43**, 171 (1927). — HUBER, H.: Die Eliminierung von Austauschgonen bei Oenotheren. I. Z. Vererbungslehre **86**, 459 (1955). — LANGENDORF, J.: Zur Kenntnis der Genetik und Entwicklungsgeschichte von *Oe. fallax*, *rribrigida* und *Hookeri-albata*. Bot. Archiv **29**, 474 (1930). — LOERTZER, B.: Weitere Untersuchungen zur selektiven Befruchtung II. Diss. Erlangen 1953. — RENNER, O.: Befruch-

tung und Embryobildung bei *Oe. Lamarckiana* und einigen verwandten Arten. Flora (Jena) **107**, 115 (1914). — Heterogamie im weiblichen Geschlecht und Embryosackentwicklung bei den Oenotheren. Z. Bot. **13**, 609 (1921). — RUDLOFF, C. F.: Zur Polarisation in der Reduktionsteilung heterogamer Oenotheren. (Kleinere Mitteilungen.) Z. Vererbungslehre **58**, 422 (1931). SCHÜTZ, G.: Genetische und zytologische Untersuchungen an Eu-Oenotheren. Z. Bot. **33**, 481 (1939). — SCHWEMMLE, J.: Die Analyse der *Oe. Berteriana* und *Oe. odorata*. Z. Vererbungslehre **75**, 358 (1938). — Gibt es eine selektive Befruchtung? Biol. Zbl. **68**, 195 (1949). — Selektive Befruchtung als Erklärung abweichender Kreuzungsergebnisse. Biol. Zbl. **71**, 353 (1952b). — SCHWEMMLE, J., u. W. KOEPCHEN: Weitere Untersuchungen zur selektiven Befruchtung. Z. Vererbungslehre **85**, 307 (1953). — TÄCKHOLM, G.: Zytologische Studien über die Gattung *Rosa*. Acta Horti Bergiani **7**, 98 (1922). — WEIDNER-RAUH, E.: Untersuchungen über die partielle Sterilität der Oenotheren. Z. Vererbungslehre **76**, 422 (1939). — ZITEK, R. v.: Der Nachweis der *v·v*- und *I·I*-Homozygoten der *Oe. odorata (v·I)*. Diss. Erlangen 1953.

GERD LEUCHTMANN, Botanisches Institut der Universität Erlangen.

Aus dem Botanischen Institut der Johannes Gutenberg-Universität Mainz.

SCHIZOKOTYLIE UND PLEIOKOTYLIE BEI DELPHINIUM AJACIS.

Von

BARBARA HACCIVS.

Mit 10 Textabbildungen.

(Eingegangen am 2. Dezember 1954.)

Einleitung.

Vermehrung der Anzahl der Keimblätter (Pleiototylie¹) ist eine relativ häufig an Dikotylenkeimlingen zu beobachtende Abnormität. Speziell das Vorkommen trikotyler Keime wird aus fast allen Verwandtschaftskreisen der Dikotylen berichtet. Aufzählungen findet man außer in den teratologischen Handbüchern bei DUCHARTRE (1848), JUNGER (1868—1870), A. WINKLER (1875), LUBBOCK (1892), GAIN (1900), LUTZ (1911), GUILLAUMIN (1911) u. a.

A. WINKLER (1875 und 1884) unterscheidet Trikotyle mit 3 gleichwertigen Kotyledonen (absolute Keimblattvermehrung) von solchen, bei denen 2 Keimblätter durch „Teilung“ einer Anlage entstanden seien (relative Keimblattvermehrung). Die beiden einer Anlage entstammenden Kotyledonen könne man daran erkennen, daß sie kleiner sind als der dritte Kotyledo und dicht beieinander diesem gegenüberstehen.

Bekanntlich findet man neben den trikotylen Formen häufig auch sog. Hemitrikotyle, d. h. dikotyle Keimlinge, deren einer Kotyledo an seiner Spitze mehr oder weniger tief eingeschnitten ist. Angesichts der bei reichlicher vorhandenem Material ziemlich kontinuierlichen Übergangsreihe von Dikotylie über die Hemiformen zur Trikotylie wurde verschiedentlich die Vermutung geäußert, daß es „Trikotyle durch absolute Vermehrung der Keimblattzahl“ im Sinne WINKLERS gar nicht gäbe, daß sie vielmehr nur ein Grenzfall der mit Keimblattgabelung beginnenden Reihe „relativer Vermehrung“ sei.

Da man an ausgewachsenen Keimpflanzen nicht mehr eindeutig erkennen kann, ob drei äußerlich gleichwertig erscheinende Keimblätter tatsächlich gleichzeitig und äquidistant angelegt wurden (Kennzeichen der „absoluten Keimblattvermehrung“), suchte man nach anderen Kriterien, die eventuell Rückschlüsse auf die Entstehungsweise der Kotyledonen erlauben. THISELTON-DYER (1902) zieht hierzu die Blattstellungsverhältnisse der epikotylen Achse heran. Seiner Ansicht nach könne man im Falle einer Fortsetzung der Trimerie des Kotyledonarknotens in der Beblätterung der Hauptachse nicht von einer „bipartition“ des einen Kotyledos sprechen, vielmehr sei dies ein Zeichen dafür, daß bereits der Embryo mit drei gleichwertigen „primordial lateral outgrowths“ versehen war. Ähnlich äußert sich auch GUILLAUMIN (1911).

Neue Gesichtspunkte brachten die mit der Verbesserung der Mikrotomtechnik aufkommenden genaueren anatomischen Hypokotyluntersuchungen.

¹ Wir bevorzugen die Bezeichnung „Pleiototylie“ gegenüber dem gebräuchlicheren Ausdruck „Polykotylie“, weil dieser nur „Vielzahl von Keimblättern“ (Gymnospermen), jener aber „über ein Normalmaß hinausgehende Vielzahl“ bedeutet.

Zahl und Anordnung der Bündel in der Übergangsregion zwischen Achse und Kotyledonen belegten nun noch deutlicher als die äußere Gestalt der Keimblätter eine *lückenlose Übergangsreihe* von dikotylar über hemitrikotyle zu trikotylar Ausbildung der untersuchten Keimlinge. COMPTON (1913) kommt daher im Gegensatz zu den eben genannten Autoren zu folgender Verallgemeinerung: „Tricotyly is the culmination of a series beginning with a slightly forked cotyledon“. Es läge also auch bei den äußerlich vollkommen trikotylen Keimpflanzen nicht eigentlich „polycotyly“, sondern nur „schizocotyly“ vor. Die gleiche Ansicht vertreten auch BUGNON (1922) und PARROT (1941).

HOLDEN (1918) und BEXON (1920, 1926 und 1930) glauben dagegen, auf Grund der Hypokotylanatomie an der Unterscheidung zweier Typen der Keimblattvermehrung festhalten zu können. Von einer echten Anlagenvermehrung sprechen sie, wenn jeder Keimblattmedianus mit einem selbständigen Wurzelpol in Verbindung steht, wenn also der Dreikeimblättrigkeit auch ein triarcher Bau von Hypokotyl und Keimwurzel entspricht. Bloße „Keimblattspaltung“ liege jedoch vor, wenn sich die Mediani der beiden einer Anlage entstammenden Kotyledonen in einem einzigen Wurzelpol vereinigen, so daß Hypokotyl und Wurzel diarchen Bau aufweisen.

Die Verfasserinnen mußten allerdings feststellen, daß die äußere Gestalt der Kotyledonen und ihre anatomische Differenzierung durchaus nicht immer parallel variieren und daß bei gewissen Zwischenformen die exakte Unterscheidung der beiden Typen nicht möglich ist. Nach Form und Stellung völlig selbständige Keimblätter haben gelegentlich im Hypokotyl sich vereinigende Mediani, und auf der anderen Seite kommt es auch vor, daß der Lateralnerv eines einfachen Keimblattes einen selbständigen Wurzelpol bildet.

Die Beobachtung dieses gelegentlichen Divergierens von Keimblattgestalt und Hypokotylanatomie hat TRONCHET (1925 und 1928) dazu veranlaßt, die letztere als das einzige sichere Kriterium für die seiner Ansicht nach notwendige Unterscheidung von Poly- und Schizokotylie anzusprechen, demgegenüber man die Merkmale der Keimblattausbildung als „häufig irreführend“ vernachlässigen könne. Eine derartige Vereinfachung der Problematik kann jedoch nicht befriedigen, zumal die Frage, ob man eine durch „absolute Vermehrung“ der Kotyledonaranlagen entstandene Trikotylie von einer als Extremfall zunehmender Dichotomie des einen Kotyledons aufzufassenden unterscheiden kann, in neuerer Zeit wieder eine gewisse Bedeutung für die *Genetik der Trikotylie* erlangt hat.

Eine zweite Frage erhebt sich bei näherer Betrachtung der mehr oder weniger tief eingeschnittenen Kotyledonen der Hemiformen, die man als Übergangsbildungen zwischen Dikotylen und Trikotylen ansieht.

Grundsätzlich sind 2 Formen der Blattgliederung zu unterscheiden, die dichotome und die seitliche Verzweigung. Bei gabelig oder dichotom verzweigten Blättern geht der Einschnitt von der Blattspitze aus; der mehr oder weniger weitgehend gegabelte Spreitenmedianus ist charakteristisch für diese Verzweigungsform. Bei seitlicher Verzweigung oder Fiederteiligkeit dagegen entstehen die Blattsegmente erst in einem gewissen Abstand von der intakt bleibenden Blattspitze (= Endfieder).

Fiederteilige Kotyledonen findet man als gelegentlich vorkommende Anomalität bei vielen Dikotylenarten mit gefiederten Laubblättern, z. B. häufig

bei Ranunculaceen und Umbelliferen. So haben unter anderen BUGNON und PARROT (1932) von *Daucus Carota* und JURKAT (1953) von *Anemone Pulsatilla* dreiteilige Keimblätter beschrieben. Man spricht in diesem Fall von einer Tendenz der Keimblätter, bereits den Differenzierungsgrad der Primärblätter anzunehmen. Im allgemeinen sind sie gut von den Gabelkotyledonen der Hemitrikotylen zu unterscheiden.

Manchmal wird aber auch nur *eine* Seitenfieder ausgebildet, die dann von einem der beiden Lateralnerven versorgt wird; der Mittelnerv und der andere Lateralnerv ziehen in die Endfieder ein. Während man Keimpflanzen mit dreigliedrig fiederteiligen Kotyledonen nicht zu den zwischen Dikotylen und Trikotylen vermittelnden Übergangsformen rechnet, können bezüglich der mit zweiteiligen Keimblättern ausgestatteten Exemplare Zweifel auftauchen. Manchmal ist es nämlich schwierig zu entscheiden, ob ein nur leicht anisotom gegabeltes Blatt vorliegt oder ein asymmetrisch fiederteiliges mit relativ stark entwickelter Seitenfieder, und es ist zu fragen, ob man Sämlinge mit einem derart zweigeteilten Kotyledo in allen Fällen als „hemitrikotyl“ bezeichnen darf oder nur dann, wenn an dem Vorliegen einer „echten“ Spreitengabelung kein Zweifel ist.

Die Bearbeitung der beiden hier kurz skizzierten Teilprobleme des mit dem Auftreten von Keimblattanomalien zusammenhängenden Fragenkomplexes hat, wie schon angedeutet, einige Bedeutung für genetische Untersuchungen. Bekanntlich wurden die ersten Versuche, trikotyle Rassen durch fortgesetzte Auslese zu erhalten, von DE VRIES (1902 und 1910) durchgeführt. Er stellte dabei fest, daß es zwar bei vielen Arten möglich sei, sog. „Mittlerrassen“¹ mit einer genetisch verankerten Neigung zur Keimblattvermehrung, nicht aber 100%ig trikotyle Rassen zu erzielen. Stets sind neben den Trikotylen auch Dikotyle, Hemitrikotyle, Tetrakotyle und Hemitetrakotyle vertreten.

Weiter beobachtete DE VRIES, daß die Hemiformen im allgemeinen gegenüber den Vollformen in der Minderzahl sind und daß das durch Selektion erreichte Ansteigen der Trikotyliezahlen mit einer nur geringen Vergrößerung des Prozentsatzes an Hemiformen verbunden ist und schließlich, daß die Hemiformen am häufigsten sind, die der Vollform morphologisch besonders nahe stehen. Er schloß daraus, daß es sich bei sämtlichen Hemiformen um Plus- oder Minusvarianten der Trikotylie handle. Neuere Arbeiten [unter anderen BROZEK (1926), HOLTROP (1944), STRAUB (1948) und HASKELL (1949 und 1954)] konnten die Beobachtungen von DE VRIES bestätigen, wenn auch die Vorstellungen über den Vererbungsmodus der Pleiokotylie sich dem heutigen Stand der Genetik entsprechend geändert haben.

Angesichts der obenerwähnten, bei anderen (nicht genetisch analysierten) Arten festgestellten kontinuierlichen morphologischen und anatomischen Übergangsreihen zwischen Dikotylen und Trikotylen muß man fragen, welche Kriterien dem Genetiker erlauben, bei seinen Zählungen Hemiformen von Vollformen scharf zu trennen und wie die Verteilungskurven aussähen bei einer Beschränkung der Bezeichnung „Trikotyle“ auf Keimpflanzen mit 3 vollkommen äquidistanten und an einer durchgehend triarchen Achse inserierten Kotyledonen. Weiter ist zu fragen, ob die Tetrakotylen als Plusvarianten der Trikotylen oder der Dikotylen aufgefaßt werden müssen oder ob es auch eine „echte

¹ Nach HASKELL (1954) muß die von DE VRIES vorgeschlagene Unterscheidung von „Halb- und Mittlerrassen“ fallen gelassen werden.

Tetrakotylie“ gibt mit 4 äquidistanten an einer durchgehend tetrarchen Achse inserierten Kotyledonen. Im folgenden soll der Versuch gemacht werden, für ein bestimmtes Beispiel diese Fragen zu beantworten und damit Vorarbeit für genetische Untersuchungen zu leisten.

Das Material zu der vorliegenden Analyse verdanke ich Herrn Prof. Dr. J. STRAUB (Köln), wofür ihm an dieser Stelle nochmals herzlich gedankt sei. Es handelt sich um Samen und Keimpflanzen einer etwa 50%ig pleiokotylen Rasse von *Delphinium ajacis* mit den verschiedensten Varianten pleio- und schizokotyler Ausbildung der Keime, so daß eine genauere Untersuchung der Beziehungen zwischen Kotyledonarspreitengliederung und Kotyledonenvermehrung möglich war. Die Anzahl der zur Verfügung stehenden abweichend gestalteten Keimpflanzen war groß genug, so daß beim Vorhandensein kontinuierlicher, zwischen Dikotylen und Pleiokotylen vermittelnder Übergangsreihen diese auch mit einiger Wahrscheinlichkeit vollständig durch Exemplare belegt werden konnten. Da meines Wissens die Embryoentwicklung pleiokotyler Formen bisher noch nicht untersucht worden ist, wurden auch Pflanzen aus Samen gezogen und die Fruchtknoten in verschiedenen Entwicklungsstadien fixiert.

Eine allgemeine Beantwortung der oben skizzierten Fragestellung kann natürlich von der Untersuchung nur eines Beispiels nicht erwartet werden. Möglicherweise sind die morphologisch-anatomischen wie auch die genetischen Verhältnisse der Keimblattanomalien bei verschiedenen Dikotylenarten verschieden.

Hauptteil.

I. Normal ausgebildete dikotyle Keimpflanzen von Delphinium ajacis.

Da eine eingehende Beschreibung der Keimlingsanatomie von *Delphinium ajacis* durch LENFANT (1897) vorliegt, braucht hier nur mehr auf 2 für das folgende wichtige Punkte näher eingegangen zu werden, nämlich auf die Nervatur der Kotyledonarspreiten und auf den Anschluß des Keimblattmedianus an das Leitgewebe im Hypokotyl.

1. *Spreitennervatur.* Die Keimblattspreite (Abb. 1 I) wird von einem Mittelnerven (*M*) durchzogen, an dessen Basis rechts und links 2 kräftige Lateralnerven (*L* und *L'*) abzweigen, die an der Spitze mit dem Medianus zusammen in einer Hydathode münden. Alle übrigen Nerven sind schwächer ausgebildet als die 3 Hauptbündel, die somit das Grundmuster der Nervatur darstellen. Die Spreitenränder werden durch je einen unregelmäßig verlaufenden, zusammengesetzten Marginalstrang (*m* und *m'*) versorgt, der sich gelegentlich noch ein kurzes Stück in den Kotyledonarstiel hinein erstreckt, in keinem Fall aber bis zur Basis des Stiels zu verfolgen ist, wie z. B. bei vielen *Nigella*-Arten und anderen Ranunculaceen. Das gleiche Grundmuster zeigten auch die Keimblätter weiterer 15 *Delphinium*-Arten, die zum Vergleich herangezogen wurden.

2. *Leitbündelanordnung in den Kotyledonarstielen und im Hypokotyl.* Die Wurzel und der größte Teil des Hypokotyls werden von einer diarchen Stele durchzogen (Abb. 1 II). Der Übergang von zentripetaler zu zentrifugaler Folge der Xylemelemente vollzieht sich erst auf der Höhe des Kotyledonarknotens (III und IV). Hier weicht die vorher einheitliche Xylemplatte auseinander, einem Komplex von Markparenchym Raum lassend; das Metaxylem entwickelt sich dann rechts und links von den beiden Protoxylemgruppen¹. Gleichzeitig

¹ Der Ausdruck „Protoxylem“ wird hier gleichbedeutend mit den „vaissaux alternés“ der CHEAUVÉAUD-Schule verwandt. Über den verschiedenen Gebrauch dieses Begriffs vgl. man ESAU (1943 und 1953).

teilen sich die beiden Phloemkomplexe, so daß die typische Konfiguration zweier Doppelbündel entsteht (V). Da die Doppelbündelanordnung oft bis zum Übergang in die Spreite beibehalten wird, erscheinen die Stiele durchsichtig gemachter Kotyledonen in der Aufsicht wie von 2 mehr oder weniger deutlich voneinander getrennten Gefäßsträngen durchzogen (Abb. 1 I und Abb. 2).

Der gewöhnlich an oder in der Nähe der Spreitenbasis stattfindende Übergang der Elemente des Doppelbündels in den Spreitenmedianus und die beiden Lateralnerven bedarf einer näheren Erläuterung, da er für das Verständnis des folgenden von Bedeutung ist. Bereits im Verlauf des Kotyledonarstiels rücken die beiden Phloemgruppen des Doppelbündels allmählich dorsalwärts näher

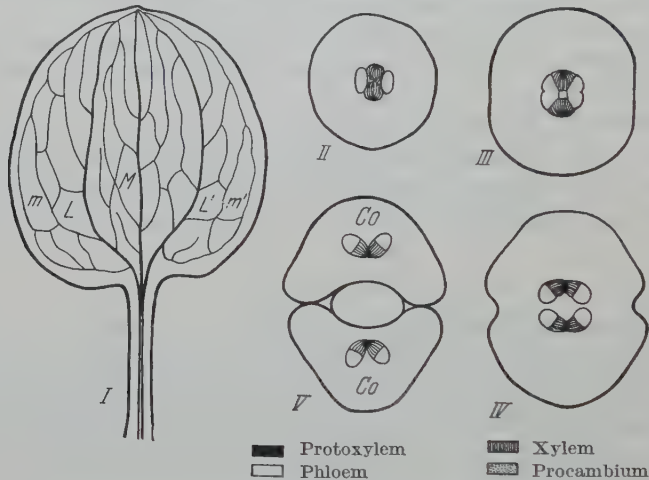


Abb. 1. *Delphinium ajacis*. I Kotyledo, II—V Querschnitte durch das Hypokotyl, den Kotyledonarknoten und die Basis der Kotyledonen.

zusammen (Abb. 2 Ia). Gleichzeitig schieben sich zwischen die beiden nach dem Verschwinden des Protoxylems isolierten Teilbündel, von einer oder von beiden Seiten her fortschreitend, neue Xylem- und Phloemelemente ein (b), so daß ein kollateraler Bündelkomplex entsteht, der aber zugleich mit seiner Formierung bereits eine Dreiergruppierung erkennen läßt (c); die an seinen beiden Enden abgegliederten Bündel (d) stellen die 2 vom Medianus rasch sich entfernenden Lateralnerven dar (e).

Im allgemeinen vollzieht sich die geschilderte Umordnung der Leitelemente innerhalb der kurzen Übergangszone zwischen Stiel und Spreite. Gelegentlich sieht man aber auch bei kräftigen, aber im übrigen normal gestalteten Kotyledonen, daß der eine Lateralnerv bereits wesentlich früher im Kotyledonarstiel vom Medianus abzweigt als der andere (Abb. 2 II). Bei flüchtiger Beobachtung könnte man meinen, die eine Hälfte des Doppelbündels setze sich direkt in diesen Lateralstrang hinein fort, während der Mittelnerv und der 2. Lateralstrang aus der anderen Hälfte hervorgehen. An durchsichtig gemachten Kotyledonen bemerkt man jedoch bei näherem Zusehen stets eine unterhalb der Abzweigungsstelle gelegene Kommunikationszone zwischen den beiden Teilen des Doppelbündels.

Einzelheiten sind aus der Schnittserie Abb. 2 *IIa—e* ersichtlich. Wie normalerweise an der Spreitenbasis entsteht hier bereits auf halber Höhe des Stiels ein vorübergehend einheitlicher kollateraler Bündelkomplex, von dem sich das eine Lateralbündel sofort abgliedert, während die Elemente des Mittelnerven und des anderen Lateralen bis zur Spreitenbasis vereinigt bleiben.

Das normale Verhalten kann also wie folgt charakterisiert werden: Der Spreitenmedianus setzt sich stets aus Elementen zusammen, die mit den Leitungsbahnen *beider* Teilstränge des als Stielmedianus funktionierenden Doppel-

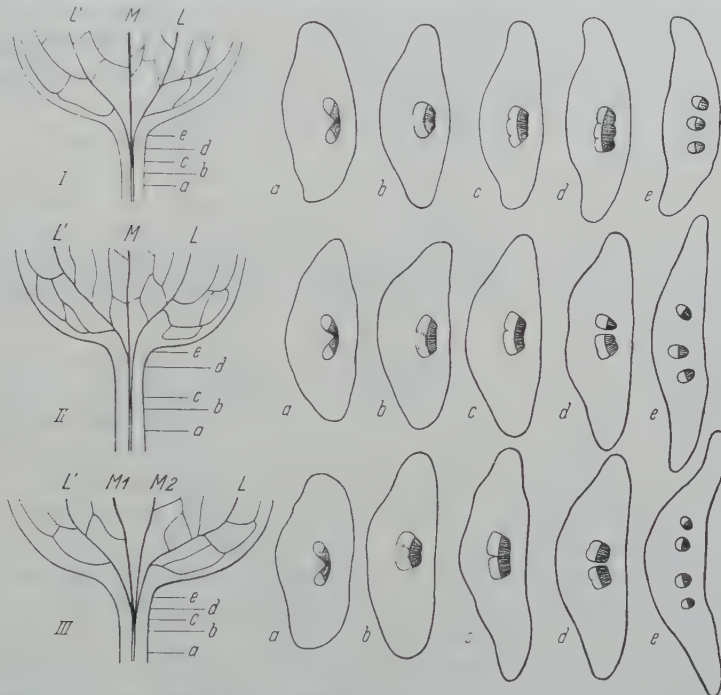


Abb. 2. Übergang des Doppelbündels im Kotyledonarstiel in den Spreitenmedianus und die beiden Lateralnerven. *I* Normaler Kotyledo, *II* Variante des normalen Verhaltens, *III* Gabelkotyledo. Die Buchstaben bezeichnen die Lage der Querschnitte.

bündels in Verbindung stehen Immer geht der Verteilung der Leitelemente des Stielbündels auf die 3 Hauptnerven der Spreite die Bildung eines mehr oder weniger zusammenhängenden kollateralen Bündelkomplexes voraus.

II. Keimpflanzen mit gegliederten Kotyledonen.

Spontan auftretende Gliederung der Keimblätter wird bei *Delphinium ajacis* auch unter normalen Bedingungen relativ häufig beobachtet. Bereits WINKLER (1874 und 1884) erwähnt Keimlinge mit fiederteiligen Keimblättern zusammen mit trikotylen Formen, ebenso LUBBOCK (1892, S. 98) und LENFANT (1897). MILLER (1931) hat verschiedene Grade von Schizokotylie bei *Delphinium cashmirianum* beschrieben.

Sortiert man die durch ein, zwei oder mehr Einschnitte gegliederten Keimblätter der untersuchten Rasse von *Delphinium ajacis* nach Art und Grad der Segmentierung, dann kann man zunächst 2 Typen unterscheiden. In dem einen

Fall handelt es sich um eine auf mehr oder weniger weitgehender Gabelung des Mittelnerven beruhende „Dichotomie“ der Spreite (Gabelkotyledonen), während im anderen Fall die abgetrennten Blattsegmente von Lateralnerven versorgt werden, so daß man von seitlicher Verzweigung bzw. Fiederung des Keimblatts sprechen kann.

1. *Gabelkotyledonen*. Betrachtet man die in Abb. 3 I—IV dargestellte Reihe zunehmender Blattgabelung, so wird man bemerken, daß mit der Tiefe des Einschnittes auch die Ausdehnung des auf der Innenseite der beiden Gabeläste des Medianus gelegenen Spreitensaums zunimmt. Im Extremfall (IV), wenn die Gabelung auch auf den Kotyledonarstiel übergreift, weisen die beiden inneren Spreitenhälften je einen selbständigen Lateralnerven auf, der aber, was Stärke und Länge betrifft, nicht die Ausmaße des äußeren erreicht. Die Nervatur der beiden Spreitenhälften zeigt daher eine *spiegelbildliche Anordnung*.

Gabelung des Mittelnerven im Bereich der Spreite, wie sie Abb. 3 I wiedergibt, ist relativ selten. Zumeist, aber nicht immer, ist mit ihr eine schwache Ausrandung der Blattspitze verbunden. In der Mehrzahl der Fälle (auch bei äußerlich nur geringfügiger Spreitengliederung) findet die Zweiteilung des Medianus bereits vor Abzweigung der Lateralnerven, also im Bereich des Kotyledonarstiels statt (Abb. 3 II.)

Hier lassen sich wieder 2 Typen unterscheiden, je nachdem ob die Zweiteilung erst nach der, wenn auch nur andeutungsweisen Bildung eines kollateralen Medianus stattfindet oder ob bereits das Doppelbündel selbst gegabelt ist. Den 1. Fall stellt die Schnittserie der Abb. 2 III dar: Es wird, wie bei den ungliederten Keimblättern, eine Kommunikationszone zwischen den beiden Hälften des Doppelbündels in Form eines kollateralen Bündelkomplexes ausgebildet (*b*), der aber, anstatt wie bei den normalen Kotyledonen 3 Äste zu bilden, eine Zweiergruppierung erkennen läßt (*c*). Die beiden Tochterbündel (*d*) gliedern sich gleich oder später in je einen Gabelast des Mittelnerven und einen Lateralnerven (*e*). (Vgl. auch Abb. 4 II.)

Keimblätter, bei denen sich zwar die beiden Hälften des Doppelbündels im Verlauf ihrer Umorientierung zu kollateralen Strängen etwas nähern, dann aber, ohne daß es zu einem Zusammenschluß gekommen ist, wieder auseinanderweichen und in die beiden Spreitenhälften einziehen, leiten über zu dem 2. Typus, der „Keimblattgablung unter Beteiligung des Doppelbündels“.

Je nachdem, ob die Bifurkation des den Gabelkotyledo versorgenden Doppelbündels erst im Stielbereich vor sich geht (Abb. 4 III) oder auf der Zweiteilung eines Protoxylempols beruhend, bereits im Kotyledonarknoten (bzw. im Hypokotyl), werden 2 asymmetrisch (mit schwächeren Innenteilen) oder 2 symmetrisch gebaute Tochter-Doppelbündel gebildet (Abb. 4 IV und V). Auch im 2. Fall sind die von einem Protoxylempol abstammenden und in die beiden Hälften des Gabelkotyledos einziehenden Doppelbündel als Ganze schwächer entwickelt und ordnen sich wesentlich schneller zu kollateralen Strängen um als das einzige Doppelbündel einfacher Keimblätter. Äußerlich hat man bei einem derart weitgehend „gespaltenen“ Gabelkotyledo den Eindruck von 2 unabhängigen Blattorganen. Wie später noch zu zeigen sein wird, sind daher viele äußerlich vollkommen trikotyl erscheinende Exemplare bei Berücksichtigung der Anatomie eigentlich hemitrikotyl.

In Abb. 4 ist die ganze Übergangsreihe zunehmender „Keimblattspaltung“ schematisch dargestellt. Ebenso wie man in der äußeren Gestalt der Gabelkotyledonen alle Stufen von nur schwacher Ausrandung bis zur den Stiel einbeziehenden Zweiteilung nachweisen kann, lassen also auch die anatomischen Verhältnisse bezüglich der Gabelung des Medianus alle Übergänge erkennen.



Abb. 3. Gabel- und fiederteilige Keimblätter anomaler *Delphinium ajacis*-Keimpflanzen.

Im großen ganzen geht die anatomische Gliederung der äußeren parallel, wenn auch in den mittleren Stufen gelegentlich Überschneidungen zu beobachten sind.

Bezüglich der Verteilung der Gabelkotyledonen auf die verschiedenen Keimpflanzentypen konnte eine für das untersuchte Material ausnahmslos geltende Regel festgestellt werden: Tetrakotyle Sämlinge besaßen niemals Gabelkotyledonen, trikotyle nie mehr als einen, während zwei nur an dikotylen Pflänzchen auftraten.

2. *Fiederteilige Kotyledonen.* Wie bereits erwähnt, wurden bei dem untersuchten Material neben den gegabelten auch reichlich seitlich verzweigte Keimblätter gefunden.

Wenn, wie bei dem in Abb. 3 V dargestellten Keimblatt, die durch seitliche Einschnitte abgegliederten Spreitenteile von einem Seitennerven 2. oder höherer Ordnung versorgt werden, dann sprechen wir, dem Vorgang JURKATS (1953) folgend, von „gesägten Keimblättern“. In diesem Fall kommen tiefere Einschnitte naturgemäß nicht vor.

Bei den besonders häufig beobachteten „dreiteilig gefiederten Kotyledonen“ (Abb. 3 IX und X) werden die beiden Seitenfiedern durch die Lateralnerven L und L' innerviert. Der Übergang des Stiel-Doppelbündels in die 3 Hauptnerven der Spreite erfolgt in der gleichen Weise wie bei den normalen ungeteilten Keimblättern (Abb. 2 I). Es gibt alle Stufen von auf beiden Seiten mehr oder weniger

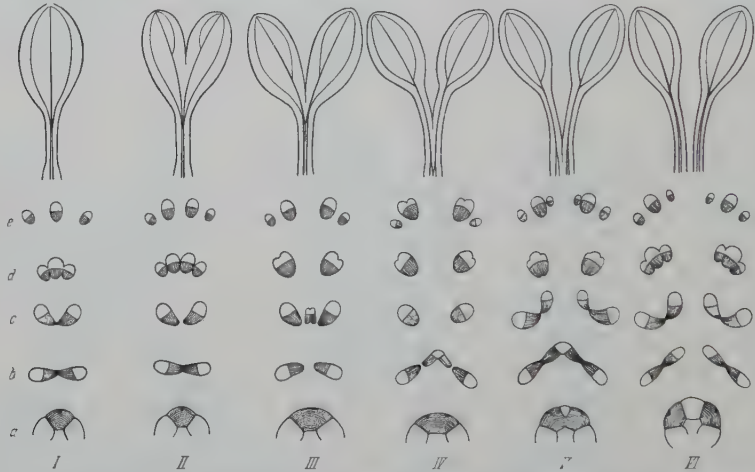


Abb. 4. Schematische Darstellung der wichtigsten Stufen zunehmender Keimblattgabelung. *a* Hypokotyl, *b* basaler, *c* mittlerer und *d* oberer Kotyledonarstiel, *e* Spreitenbasis.

tief eingeschnittenen bis zu aus 3 gestielten Blättchen zusammengesetzten Fiederkotyledonen. Allerdings erstreckt sich die Fiederung im Gegensatz zur Gabelung höchstens bis zur Mitte des Keimblattstiels, der Stelle also, von der aus auch bei ungeteilten Keimblättern gelegentlich bereits Lateralnerven abzweigen können (Abb. 2 II).

Unter den stark gegliederten Keimblättern der dikotylen und trikotylen Exemplare findet man oft Gabelung und Fiederung an demselben Blattorgan vereinigt. Dabei bleibt stets die Spiegelbildlichkeit der beiden durch Dichotomie entstandenen Spreitenhälften deutlich erkennbar (Abb. 3 XI und XII). Selbst bei einer bis in den Stiel hinabreichenden Gabelung und einer Dreigliederung beider Spreitenhälften sind stets die inneren Segmente schwächer entwickelt als die äußeren (Abb. 5 IIa)¹.

Problematisch bezüglich des Verständnisses der pleiokotylen Formen sind, wie schon eingangs erwähnt, die ebenfalls recht häufigen asymmetrisch fieder teiligen Keimblätter mit nur *einer* Seitenfieder (Abb. 3 VI—VIII). Zumeist findet man Kotyledonen von der in Abb. 3 VI und VII dargestellten Gestalt an

¹ JURKAT (1953) hat in ihrer Analyse trikotyler und hemitrikotyler *Pulsatilla*-Keim pflanzen ebenfalls Spiegelbildsymmetrie der Nervatur in den beiden durch „Anlagenteilung“ entstandenen Kotyledonen beobachtet.

trikotylen oder tetrakotylen Exemplaren (Abb. 5 *IIIa*). Es handelt sich dann um die beiden spiegelbildlich gestalteten Hälften eines bis zum Blattgrund „gespaltenen“ Gabelkotyledos (Abb. 3 *XII*). An dem seitlichen Charakter der Verzweigung ist kein Zweifel.

Gelegentlich findet man aber auch an *dikotylen* Keimpflanzen einseitig fiederteilige Kotyledonen vor, d. h. das eine Segment des nur mit *einem* Einschnitt versehenen Keimblatts ist eindeutig durch Größe, Stellung und Nervenverlauf als seitliche Abzweigung gekennzeichnet. Zwischen diesen und den Gabelkotyledonen vermitteln (wenn auch relativ selten vorkommende) Zwischenformen, und es lassen sich Übergangsreihen belegen, die von Blattbildungen ausgehen, bei denen das eine Segment eindeutig als seitliche Abzweigung gekennzeichnet ist, und die über Zwischenformen (Abb. 3 *VIII*) schließlich zu Keimblättern führen, die man ohne diesen Vergleich zweifellos als leicht anisotome Gabelkotyledonen bezeichnen würde.

Während also die mit einem zweigeteilten Doppelbündel ausgestatteten Gabelkotyledonen als typisch von den fiederteiligen Keimblättern verschiedene „echt dichotome“ Blattorgane gelten können, sind die Formen, bei denen die Gabelung auf den Spreitenmedianus beschränkt ist, mit den fiederteiligen durch Übergänge verbunden.

III. Keimpflanzen mit mehr als 2 Kotyledonen.

Nicht weniger mannigfaltig als die Gestalt der Kotyledonen ist auch die Ausbildung der ganzen Keimpflanzen, denn zu den Unterschieden in Zahl und Form der Kotyledonen kommen noch solche der Hypokotylanatomie und der Blattstellung in der Plumula. Daher konnten, wenn überhaupt, immer nur wenige in allen Merkmalen einigermaßen übereinstimmende Exemplare gefunden werden, und bei einer ersten Gruppierung war es nötig, zunächst recht oberflächlich vorzugehen. Die übliche Einteilung der Pleiokotylen in Hemitrikotyle, Trikotyle, Hemitetrakotyle und Tetrakotyle gibt nämlich, wie im folgenden näher ausgeführt wird, nur einen sehr kursorischen Überblick.

Von den 200 untersuchten Keimpflanzen waren 64 dikotyl, 33 hemitrikotyl, 55 trikotyl, 37 hemitetrakotyl und 11 tetrakotyl.

1. Trikotyle und Hemitrikotyle. Von den 65 trikotylen Sämlingen wurden 26 mit Hilfe von Mikrotomschnitten anatomisch untersucht. Davon waren nur 7 vollkommen dreistrahlig symmetrisch gebaut. In Abb. 5 *Ia—e* ist eine solche Pflanze dargestellt. Der Zentralzylinder in der Primärwurzel und im Hypokotyl (*b* und *c*) weist drei äquidistante Protoxylempole auf; die in die 3 Keimblätter einziehenden Doppelbündel sind gleich groß (*d*), und die Keimblattspreiten gleichen sich in den Umrissen und in der Nervatur (*a*). Die 3 ersten epikotylen Blattorgane stehen mit den Kotyledonen etwa auf Lücke (*e*), das bedeutet eine Abweichung von der sonst üblichen 180°-Divergenz der ersten beiden Laubblätter in dem Sinne, daß Blatt 2 von Blatt 1 um etwa 120° divergiert, so daß Blatt 3 in die Lücke einrücken kann. An die Stelle der Spirodistichie der Plumulaorgane ist eine „Spirotristichie“ getreten¹ (vgl. HACCUS, 1950 und 1952).

¹ Die gleiche Abweichung von der üblichen Anordnung der ersten Laubblätter hat bereits LENFANT (1896) an einer trikotylen Keimpflanze von *Delphinium ajacis* durch Winkelmessungen festgestellt.

Bei den übrigen äußerlich ebenfalls „trikotyl“ erscheinenden Pflanzen handelt es sich eigentlich um Hemitrikotyle, denn jeweils 2 von den 3 Kotyledonen sind einwandfrei als enger zusammengehörig erkennbar. In Abb. 5 IIa—e ist ein

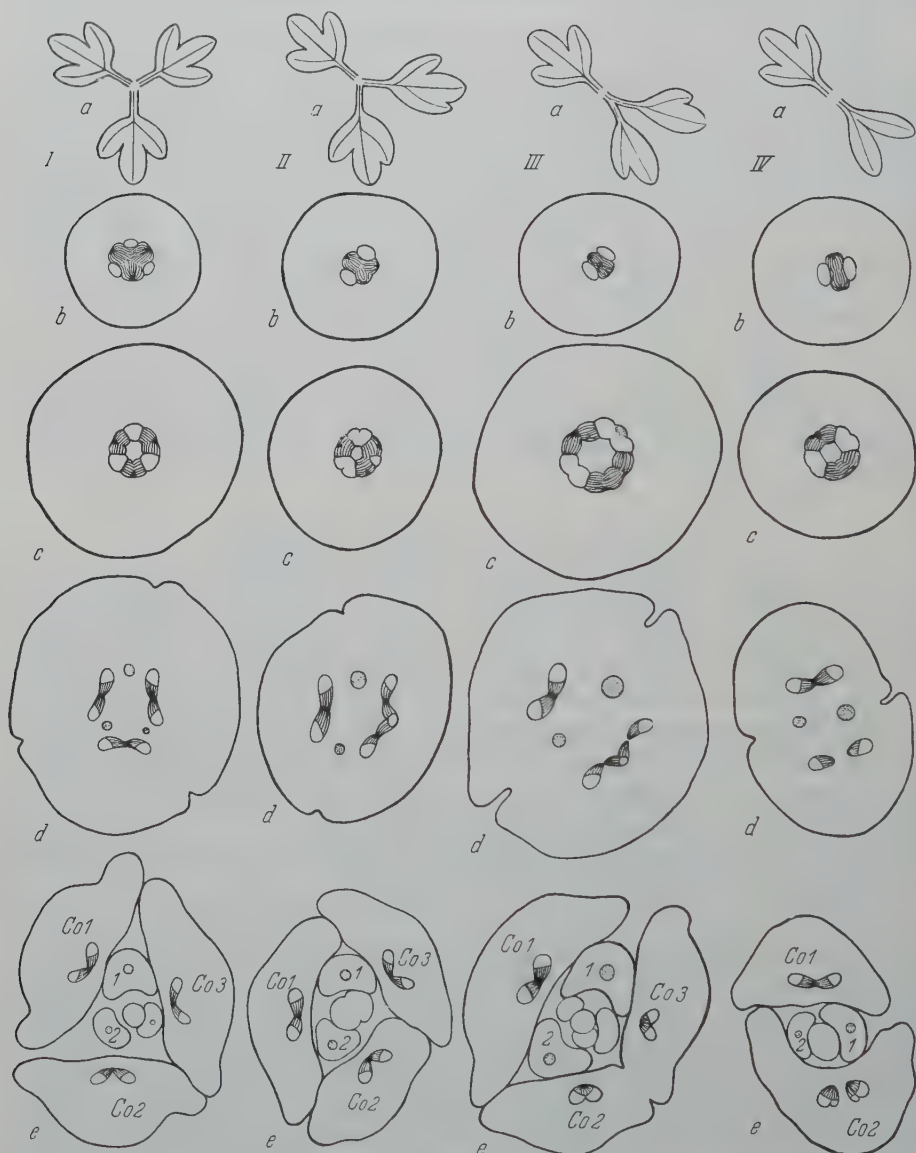


Abb. 5. Trikotyle (I) und hemitrikotyle (II—IV) Keimpflanzen von *Delphinium ajacis*. Kotyledonen (a), Querschnitte durch das untere (b), mittlere (c) und obere (d) Hypokotyl und durch den Insertionsbereich der Kotyledonen (e).

Beispiel wiedergegeben. Das Hypokotyl ist zwar bereits triarch (b), aber 2 von den 3 Xylempolen sind einander genähert. In der Insertionszone der Keimblätter (d) findet man zwischen den beiden kleineren Doppelbündeln noch eine gemeinsame Phloemgruppe, während zwischen ihnen und dem 3. Doppelbündel

bereits die Prokambialstränge der ersten Plumulablätter sichtbar werden. Diese stehen mit einer Divergenz von etwa 150° einander gegenüber zwischen den beiden genäherten und dem 3. Kotyledo (*e*). Die beiden zusammengehörigen Kotyledonen besitzen zwar ebenso wie das 3. Keimblatt fiederteilige Spreiten, aber im Gegensatz zu diesem sind sie im Umriß und in der Nervatur asymmetrisch, die inneren Seitenfiedern sind kleiner als die äußeren und werden durch weiter oben abzweigende Lateralnerven versorgt (*a*).

Der in Abb. 5 *III* dargestellte Keimling zeigt das gleiche Verhalten, nur ist die Zusammengehörigkeit der beiden spiegelbildlich symmetrischen Kotyledonen (*a*) noch ausgeprägter, auch teilt sich, im Gegensatz zum vorigen Beispiel, der eine Xylempol erst im oberen Hypokotyl (*b—d*). Die beiden ersten Plumulablätter stehen mit einer Divergenz von fast 180° einander gegenüber und zwar so, daß die Lücke zwischen den beiden zusammengehörigen Kotyledonen der Mitte eines ungeteilten Keimblattes entspricht (*e*)¹.

Von hier ist nur ein kleiner Schritt zu den manifest Hemitrikotylen mit einem weitgehend zweigeteilten Keimblatt (Abb. 5 *IV a—e*). Da es, wie oben (Abb. 4) näher erläutert wurde, alle Übergänge gibt von tief „gespaltenen“ Kotyledonen, denen 2 Protoxylempole im Hypokotyl entsprechen, bis zu leicht ausgerandeten mit erst im Spreitenbereich gegabeltem Medianus, kann gefolgert werden, daß bei der untersuchten Rasse von *Delphinium ajacis* eine lückenlose Übergangsreihe existiert von normal dikotylen Keimlingen über die hemitrikotylen verschiedener Grade bis zu den vollkommen trikotylen Formen.

Entsprechend der Ausbildung der Gabelkotyledonen kann man folgende Grade der Hemitrikotylie unterscheiden:

1. Gabelkotyledo mit iso- oder anisotomer Gabelung des Spreitenmedianus (Abb. 4 *II*).
2. Gabelkotyledo mit Bifurkation des Doppelbündels im Kotyledonarstiel (Abb. 4 *III* und Abb. 5 *IV*).
3. Der Gabelkotyledo entspringt einem nur im Insertionsbereich der Kotyledonen triarchen Hypokotyl (Abb. 4 *IV* und Abb. 5 *III*).
4. Der Gabelkotyledo entspringt einem durchgehend, aber asymmetrisch triarchen Hypokotyl (Abb. 4 *V* und Abb. 5 *II*).

Wenn auch angesichts der relativ geringen Anzahl der geprüften Keimpflanzen keine mit den Auszählungen genetischer Untersuchungen vergleichbaren Zahlenangaben gemacht werden können, so läßt sich doch ganz allgemein sagen, daß für die untersuchte Rasse von *Delphinium ajacis* bei der hier vorgeschlagenen differenzierteren Gruppierung der Hemiformen kein deutliches Überwiegen der vollkommen dreistrahligen symmetrischen Trikotylen gegenüber den Zwischenformen feststellbar ist, daß aber innerhalb der Hemiformen die den vollkommen Trikotylen am nächsten stehenden Hemitrikotylen 3. und 4. Grades zahlenmäßig überwiegen.

2. *Tetrakotylie und Hemitetrakotylie*. Tetrakotylie mit tetrarchem Bau der Keimachse kam bei den untersuchten *Delphinium ajacis*-Pflanzen überhaupt nicht vor. Sämtliche waren von Dikotylen oder Hemitrikotylen abzuleiten,

¹ Vgl. die Querschnitte durch als „trikotyl“ bezeichnete Keimpflanzen von *Pimpinella Anisum* bei HACCUS (1939) und von *Anemone Pulsatilla* bei JURKAT (1953).

je nachdem ob der Zentralzylinder des Hypokotyls 2 oder 3 Protoxylempole aufwies¹.

An Abb. 6 I a—e ist die Anatomie eines Keimlings mit 4 gleich großen, äußerlich äquidistanten und 3gliedrig fiederteiligen Kotyledonen dargestellt. Das Hypokotyl ist zum größten Teil diarch gebaut (b), erst im Insertionsbereich der Keimblätter teilt sich der eine Protoxylempol, und in die dadurch entstandene Lücke schieben sich neue Xylem- und Phloemelemente ein, so daß 2, zunächst noch asymmetrische Doppelbündel entstehen (c). Diese ziehen zusammen mit dem etwas stärkeren dritten in die 3 Kotyledonarstielsinsertionen ein (d). Die Anatomie gleicht bis dahin völlig derjenigen einer hemitrikotylen Pflanze, wie

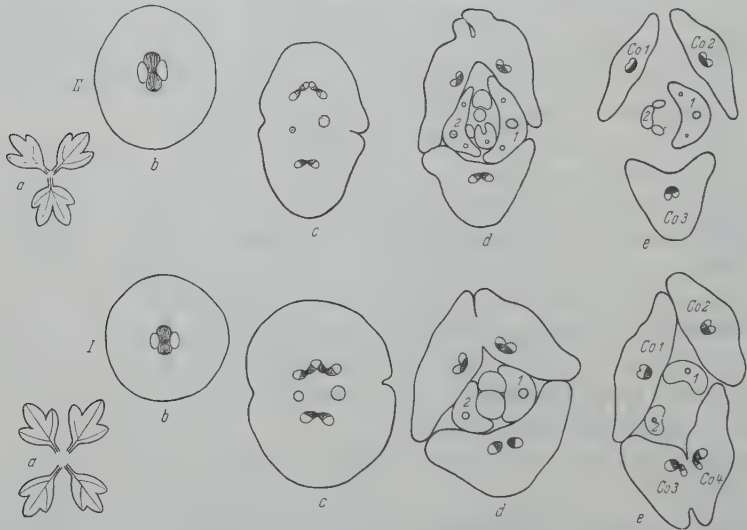


Abb. 6. Tetrakotyle (I) und hemitetrakotyle (II) Keimpflanzen von *Delphinium ajacis*. Kotyledonen (a), Querschnitte durch das untere (b) und obere (c) Hypokotyl und durch den Insertionsbereich (d) und die Basen (e) der Kotyledonen.

sie in Abb. 5 III dargestellt ist. Der „vorübergehend hemitrikotyle Zustand“ wird jedoch nicht beibehalten, vielmehr teilt sich noch im Bereich der Stielbasis auch das 3. Doppelbündel in der gleichen Weise, wie es für die Gabelkotyledonen der Hemitrikotylen 2. Grades beschrieben wurde (e). Wie dort ordnen sich auch hier die 4 Tochterbündel sehr rasch zu Kollateralsträngen um, so daß die 4 Keimblattstiele im Gegensatz zu denjenigen dikotyler Pflanzen zum größten Teil von einfachen Kollateralbündeln durchzogen sind.

Das geschilderte Verhalten wird bei der Mehrzahl der tetrakotylen Sämlinge angetroffen, es kann aber auch nach 2 Richtungen variieren. Entweder wird das vorübergehend hemitrikotyle Stadium noch flüchtiger durchlaufen, oder es erweist sich als ausgeprägter, indem bereits das Hypokotyl wenigstens zum Teil von einer triarchen Stele durchzogen ist. Vierkeimblättrige Pflänzchen, bei denen das ganze Hypokotyl und die Primärwurzel triarch gebaut waren, wurden allerdings nicht gefunden.

Fast immer spiegeln Gestalt und Nervenverlauf der Keimblattspreiten die anatomischen Verhältnisse wider. Jedenfalls kann man auf Triarchie wenig-

¹ Dasselbe hat JURKAT (1953) bezüglich der von ihr beobachteten Tetrakotyliefälle bei *Anemone Pulsatilla* festgestellt.

stens des Kotyledonarknotens schließen, wenn 2 von den 4 Kotyledonen deutlichere Spiegelbildsymmetrie zeigen und eventuell auch etwas kleiner sind als die beiden anderen.

Die ersten epikotylen Blattorgane verhalten sich bezüglich ihrer Stellung an der Sproßachse zumeist so, wie wenn die jeweils zusammengehörenden (einem Xylempol entstammenden) Keimblätter ein einziges Blattorgan wären (Abb. 6 I e).

Da somit auch die äußerlich vollkommen vierkeimblättrig erscheinenden Pflanzen eigentlich Hemiformen sind, gilt das von ihnen Gesagte auch für die

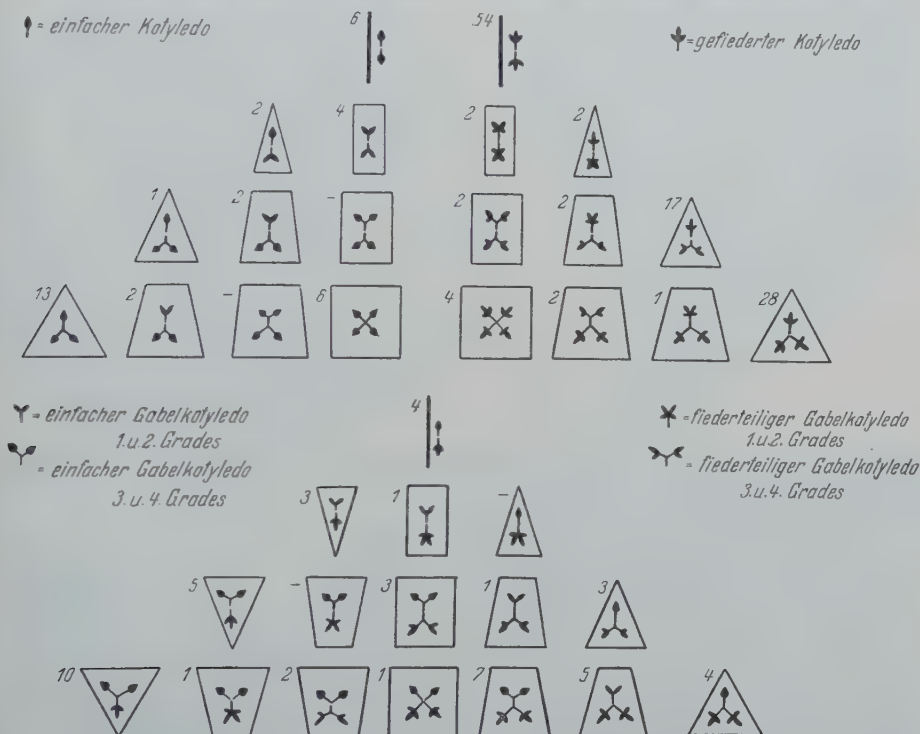


Abb. 7. Schematische Darstellung der Beziehungen zwischen den verschiedenen schizo- und pleiokotylen Formen (Erläuterung im Text).

manifest Hemitetrakotylen d. h. für die Dikotylen mit 2 und die Trikotylen mit 1 Gabelkotyledo. In Abb. 6 II a—e sind die anatomischen Verhältnisse einer solchen Hemitetrakotylen dargestellt.

Eine über die Vierzahl hinausgehende Vermehrung der Kotyledonen wurde bei dem untersuchten Material ebensowenig beobachtet wie Tetrakotyle mit Dichotomie eines oder mehrerer Keimblätter.

Zusammenfassend kann man feststellen: *Vollkommene Tetrakotylie (mit tetrarcher Struktur des Hypokotyls) gibt es bei der untersuchten Delphinium ajacis-Rasse nicht. Sämtliche Tetrakotylen und Hemitetrakotylen sind Varianten dikotyler und hemitrikotyler Formen mit mehr oder weniger weitgehender Gabelung beider Kotyledonen.*

3. Beziehungen zwischen den einzelnen Pleiokotylieformen. Überblicken wir zum Schluß noch einmal sämtliche Hemi- und Vollformen der untersuchten Keimblattanomalien an Hand der schematischen Übersicht in Abb. 7. Die

Dikotylen sich durch Zweiecke, die Trikotylen (im weiteren Sinn) durch Dreiecke und die Tetrakotylen durch Vierecke symbolisiert, und zwar stellen die gleichseitigen Dreiecke bzw. die Quadrate die Vollformen und die gleichschenkeligen Dreiecke und die Trapeze und Rechtecke die Hemiformen dar. Die beigefügten Zahlen geben an, wie oft der betreffende Typus unter den geprüften Keimpflanzen vertreten war. Dabei ist zu berücksichtigen, daß die äußerlich von den Vollformen nicht zu unterscheidenden Hemiformen höherer Grade mit jenen vereinigt werden mußten, da nicht alle 200 Keimpflanzen anatomisch untersucht worden sind.

Man erkennt deutlich, daß die mit gefiederten Keimblättern versehenen Vollformen und die ihnen nahestehenden Typen am häufigsten vertreten sind, was auf eine gewisse Koppelung des Pleiokotylie- und des Schizokotyliemerkmals hinweist. Im übrigen bestätigt die Übersicht (soweit die geringe Anzahl der untersuchten Pflanzen überhaupt quantitative Aussagen erlaubt) die bisher gemachten Feststellungen: Die dikotylen, trikotylen und tetrakotylen Formen sind durch kontinuierliche Übergänge miteinander verbunden. Bei der Mehrzahl der Pleiokotylen handelt es sich um Abwandlungen der Dikotylie, d. h. die frühere oder spätere Gabelung einer oder beider Kotyledonaranlagen läßt sich morphologisch oder mindestens anatomisch nachweisen. Nur eine verhältnismäßig geringe Anzahl von Trikotylen ist vollkommen dreistrahlig symmetrisch gebaut, aber innerhalb der Hemiformen überwiegen zahlenmäßig die den vollkommen trikotylen am nächsten stehenden Hemitrikotylen und Hemitetrakotylen. Eine über die Vierzahl hinausgehende Vermehrung der Kotyledonen wurde nicht beobachtet.

IV. Embryoentwicklung und Leitgewebedifferenzierung.

1. Bis zum Stadium der Keimblattanlegung gleicht die Embryoentwicklung der pleiokotylen Exemplare vollkommen derjenigen normaler *Delphinium ajacis*-Pflanzen.

Auffallend und meines Wissens bei Ranunculaceenkeimen bisher nicht beobachtet ist die frühe Ausbildung eines deutlich vom übrigen Gewebe abgehobenen, frei hervorragenden Vegetationskegels. In Abb. 8 I sind gerade die ersten Anfänge der Keimblattanlegung (die mit → bezeichneten periklinal geteilten Zellen) wahrnehmbar; der Sproßvegetationspunkt (V) besteht jedoch bereits aus einem Komplex zahlreicher Zellen mit großen, schwach gefärbten Kernen. Später mit der zunehmenden Vergrößerung der Keimblattprimordien verschiebt sich das Verhältnis zu deren Gunsten (Abb. 8 II und III). Aber selbst noch die ausgewachsenen Keime unterscheiden sich von den Embryonen anderer Ranunculaceen durch die eigentümlich weit auseinandergespreizte Stellung der Kotyledonarprimordien¹.

Zugleich mit der Hervorwölbung der Kotyledonen fällt auch die Entscheidung über deren Zahl und Stellung. Es wurden 255 Keime dreier Altersstufen (je 85) präpariert und nach Zahl, gegenseitiger Stellung und Gliederung der Kotyledonen geordnet (Tabelle 1)².

¹ Das gleiche Phänomen ist zuerst von HEGELMAIER (1878) bei verschiedenen Papaveraceen geschildert worden, später hat es SOUÈGES (1928 und 1937) bei *Papaver Rhoeas* und *Chelidonium majus* eingehender analysiert.

² Die Präparation hat Fräulein cand. rer. nat. I. KOSER durchgeführt.

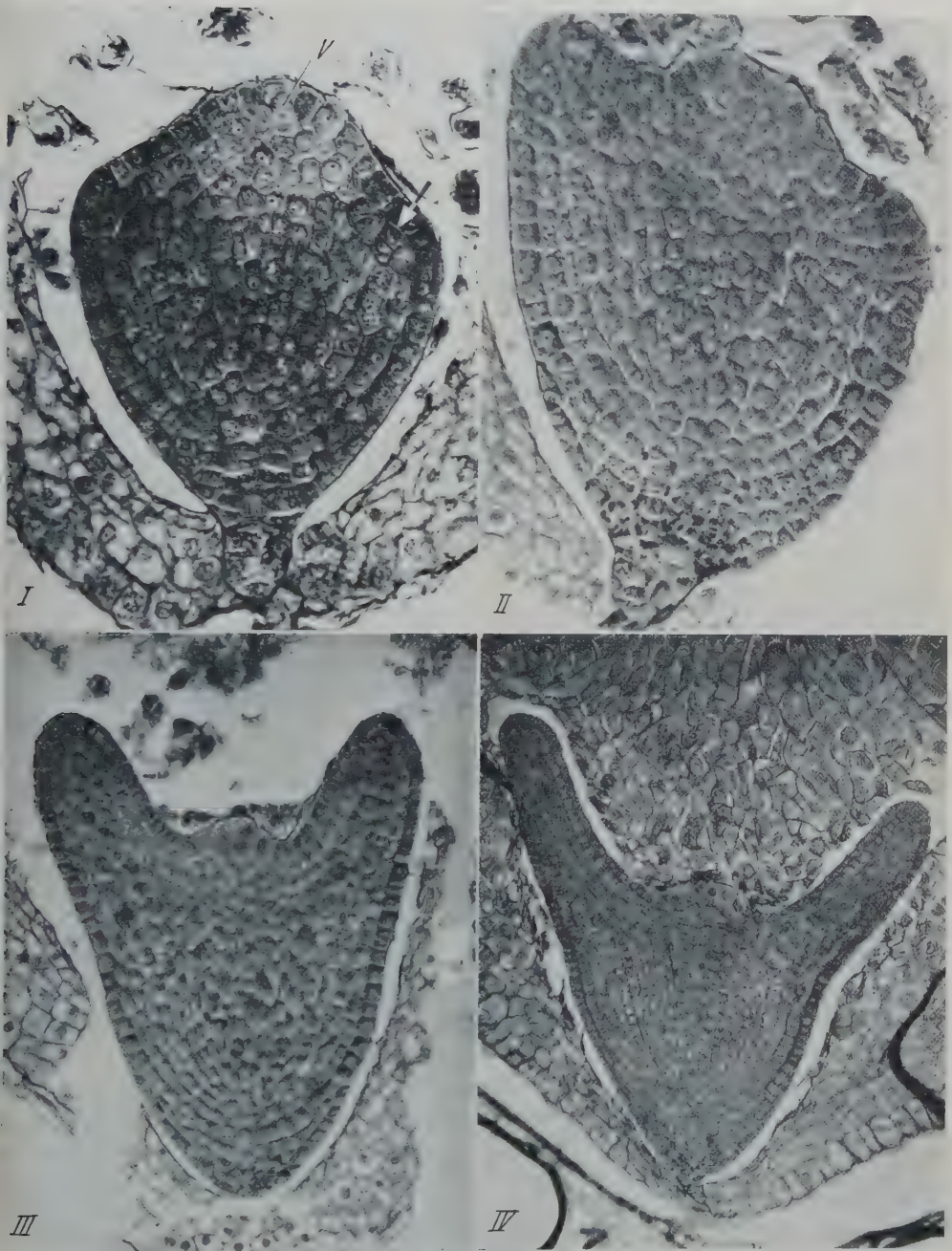


Abb. 8. Längsschnitte durch 4 Altersstufen der Embryonen von *Delphinium ajacis*. V Vegetationskegel, → beginnende Keimblattanlegung.

Tabelle 1.

	Embryonen mit einfachen oder gegabelten Kotyledonen				Embryonen mit fiederteiligen Kotyledonen			
	dikotyl Abb. 9 I a	hemi- trikotyl Abb. 9 II a	trikotyl Abb. 9 III a	tetra- kotyl Abb. 9 IV a	dikotyl Abb. 9 I b	hemi- trikotyl Abb. 9 II b	trikotyl Abb. 9 III b	tetra- kotyl Abb. 9 IV b
Stadium I . . .	65	18	1	1	—	—	—	—
Stadium II . . .	22	30	—	9	11	8	—	5
Stadium III . .	6	18	2	2	31	13	1	12

Bei der überwiegenden Mehrzahl der trikotylen Keime aller Altersstufen war die Zusammengehörigkeit zweier gleich großer und gemeinsam dem größeren



Abb. 9. Dikotyle (I), hemitrikotyle (II), trikotyle (III) und tetrakotyle (IV) Embryonen von *Delphinium ajacis*. a jüngeres, b älteres Stadium, c Querschnitte (Prokambialgewebe doppelt schraffiert).

ren (oder manchmal auch kleineren) dritten opponierter Primordien deutlich zu erkennen (Abb. 9 II). Nur 4 von insgesamt 120 pleiokotylen Embryonen wiesen 3 gleich große und äquidistante Kotyledonaranlagen auf (Abb. 9 III). Die Feststellung an den ausgewachsenen Keimlingen, daß unter den äußerlich trikotyl erscheinenden Exemplaren nur ein relativ geringer Prozentsatz dreistrahlig symmetrisch gebaut ist, kann also auch bezüglich der Embryonen gemacht werden.

Die tetrakotylen Keime wiesen stets bilaterale Symmetrie auf, und zwar so, daß bei elliptischem Achsenquerschnitt je 2 ein Paar bildende Kotyledonaranlagen einander gegenüberstehen (Abb. 9 IV). Die Ergebnisse der Embryopräparationen bestätigen somit in jeder Beziehung die vorangegangenen Untersuchungen.

Tabelle 1 gibt auch Auskunft über den Zeitpunkt des Auftretens der beiden Verzweigungsmodi der Keimblätter, der Gabelung und der Fiederung. An den Kotyledonaranlagen der jüngeren Embryonen (Abb. 9 I—IV a) fehlen die seitlichen Einschnitte noch völlig, während die beginnende Gabelung in zahlreichen Fällen bereits nachweisbar ist. Die ersten Anfänge einer Fiederanlegung findet man erst an den Exemplaren des mittleren Entwicklungsstadiums. Da eine Blattdichotomie nur möglich ist, solange das Primordium noch Spitzenwachstum aufweist, ist ihr frühes Auftreten verständlich. Für die Anlegung der Seitenfiedern ist dagegen eine gewisse Mindestgröße des betreffenden Primordiums Voraussetzung.

2. Um Aufschluß zu bekommen über die mit der Pleiokotylie zusammenhängenden abweichenden Gewebedifferenzierungen, wurden von reifen Embryonen und von eben ausgekeimten Pflänzchen Querschnitte angefertigt.

Bei normal dikotylen Embryonen teilt sich der Prokambialzylinder der Keimachse, und seine beiden auseinanderweichenden Hälften ziehen als Prokambialstränge in die Keimblattprimordien ein (Abb. 9 I c). Zugleich mit dem Auskeimen beginnt die Reifung der Leitelemente und zwar im Bereich der Keimachse zunächst in den Protoxylempolen, die mit den Protoxylemgruppen der kotyledonaren Bündel in direkter Verbindung stehen.

Die hemitrikotylen Exemplare unterscheiden sich von den normalen vor allem durch die ungleiche Verteilung des Prokambialgewebes auf die beiden Kotyledonen (Abb. 9 II c). Der in den Gabelkotyledo einziehende Strang ist

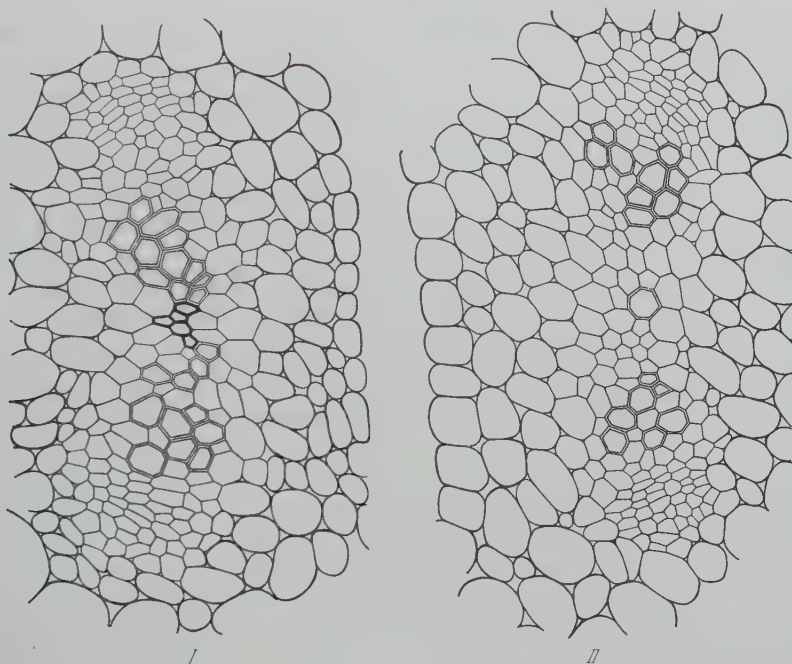


Abb. 10. Doppelbündel im Insertionsbereich eines einfachen (I) und eines gegabelten (II) Keimblattes. Protoxylem mit dicht ausgezogenen Zellgrenzen, Metaxylem doppelt umrandet.

von vornherein umfangreicher als der andere. Wie bei den ausgewachsenen Keimpflanzen gibt es auch bei den Embryonen alle Übergänge zwischen den dikotylen und den trikotylen Formen mit 3 gleich großen und in gleichen Abständen in die 3 Kotyledonaranlagen einziehenden Prokambialsträngen (Abb. 9 III c). Die Querschnitte tetrakotyler Keime (Abb. 9 IV c) zeigen in allen Fällen eindeutig die Zusammengehörigkeit von je 2 einander opponierten Primordien.

Bei der Betrachtung der Querschnitte durch ausgekeimte Pflanzen fällt auf, daß bei den Hemiformen das Protoxylem in den die Gabelkotyledonen versorgenden Strängen wesentlich schwächer ausgebildet ist als in den ungeteilten Keimblättern dikotyler und trikotyler Vollformen, und zwar sowohl, was die Anzahl der Elemente als auch, was die Erstreckung in den Keimblattstiel hinein anlangt (Abb. 10). Es ist dies eine bemerkenswerte Abweichung, die bereits TRONCHET (1925a und b und 1928) als „accélération vasculaire dans la schizokotylie“ beschrieben hat,

Um diese „Protoxylemreduktion“ in einem größeren Zusammenhang beurteilen zu können, ist es nötig, noch einmal die in Abb. 4 I—VI dargestellte Reihe zu betrachten. Während bei den in der Mitte der Reihe stehenden Gabelkotyledonen der Hemiformen 2. und 3. Grades das Protoxylem bereits im oberen Hypokotyl schwächer und breit auseinandergezogen erscheint und im Insertionsbereich der Kotyledonen ganz verschwindet, erstreckt es sich bei den einfachen Keimblättern der dikotylen und trikotylen Vollformen bis in die Keimblattstiele hinein.

Eine Erklärung für diese anatomische Besonderheit der Hemiformen ergibt sich aus (allerdings vorläufig noch hypothetischen) Vorstellungen, die man sich über die Entstehungsweise gegabelter Kotyledonen machen kann. Wie aus Abb. 8 ersichtlich, entstehen an normalen dikotylen *Delphinium*-Keimen die beiden Kotyledonen unterhalb des bereits kräftig entwickelten Sproßvegetationspunktes als 2 Pole gesteigerter Teilungstätigkeit im subepidermalen Bereich. Es bilden sich 2 Hervorwölbungen, die um 180° voneinander divergieren, d. h. sie haben den größtmöglichen Abstand. Nach dem „Prinzip der wechselseitigen Ausschließung von Orten lebhaften Plasmawachstums“ (BÜNNING 1953) wird die Anlegung weiterer Primordien verhindert.

Die Entstehung eines Gabelkotyledos, wie ihn die Hemitrikotylen 2. und 3. Grades besitzen, ist nur möglich, wenn sich der hemmende Einfluß, der normalerweise die Aufteilung einer Anlage bzw. die Entstehung einer Doppelbildung verhindert, aus irgendwelchen Gründen nicht voll auswirken kann, so daß die Bildung eines wohldefinierten Wachstumspols ein- oder beidseitig unterbleibt. *Die Reduktion des Protoxylems in der Keimpflanze entspräche also der reduzierten d. h. nicht voll zur Auswirkung kommenden Polbildung im Embryo.*

Die vorgetragene Auffassung findet eine Stütze in der Tatsache, daß es keine tetrakotylen *Delphinium*-Keimlinge gibt mit 4 gut ausgebildeten, in die Keimblattstiele einziehenden Protoxylemsträngen; handelt es sich doch, wie im vorangegangenen näher erläutert wurde, bei den Tetrakotylen genau genommen stets um Hemiformen mit 2 mehr oder weniger weit geteilten Kotyledonen.

Schlußbetrachtungen.

Wie in der Einleitung bereits erwähnt, haben genetische Untersuchungen gezeigt, daß man bei einer Anzahl von Dikotylenarten durch fortgesetzte Selektion hochprozentig pleiokotyle Rassen züchten kann; damit ist nach STRAUB (1948) die Erbllichkeit des Merkmals „Hyperdikotylie“ nachgewiesen. Es ist jedoch nicht möglich, 100%ig trikotyle oder gar tetrakotyle Rassen zu erzielen. Stets findet man neben den trikotylen auch dikotyle Individuen und verschiedene Übergangsbildungen (Hemiformen). Allerdings weisen die in hochselektierten Trikotyliestämmen vorkommenden dikotylen Sämlinge in ihrer Nachkommenschaft wieder den gleichen hohen Prozentsatz an Keimblattanomalien auf wie ihre trikotylen Geschwister. STRAUB folgert daraus, daß es sich um „unter modifikatorischen Einflüssen dikotyl gewordene Individuen mit reinem Trikotylie-Erbgut“ handelt.

Die Manifestation der Pleiokotylie-Gene wäre also variabel und von Außenfaktoren abhängig. Bei einer *Petunia*-Rasse konnte STRAUB zeigen, daß z. B. Nahrungsmangel die Realisation der Trikotylie fördert. Dieses Ansteigen im Trikotyliegehalt war aber nur mit einem äußerst geringen Ansteigen des Anteils

an Hemiformen verbunden. STRAUB schließt daraus, daß bei der betreffenden *Petunia*-Rasse bestimmte entwicklungsgeschichtliche und genetische Bedingungen die absolute Vermehrung der Keimblattzahl gegenüber der Anlagen-teilung (Gabelkotyledonen) begünstigen. Er spricht im Anschluß an KÜHN und HENKE (1929) von einem „Grenzfall zur echten alternativen Modifikabilität“.

Die im vorausgegangenen behandelte hochprozentig pleiokotyle *Delphinium ajacis*-Rasse unterscheidet sich insofern von den trikotylen *Petunien*, als die Zwischenformen reichlicher und sehr viel mannigfaltiger vertreten sind. Neben den Keimblattgabelungen aller Grade waren die verschiedensten Formen symmetrischer und asymmetrischer Fiederteiligkeit zu beobachten.

Die morphologisch-anatomische Analyse hat gezeigt, daß kontinuierliche Übergangsreihen zwischen den dikotylen, trikotylen und tetrakotylen Exemplaren vermitteln. Bei der Mehrzahl der untersuchten pleiokotylen Keimpflanzen war die Gabelung eines oder beider Xylempole entweder schon im Hypokotyl oder erst im Insertionsbereich der Keimblattstiele anatomisch nachweisbar. Es gab sogar vereinzelt Übergänge zwischen den dikotylen Exemplaren mit asymmetrisch fiederteiligen Kotyledonarspreiten und den Hemitrikotylen.

Angesichts dieses Mangels an eindeutig definierbaren Grenzen zwischen Dikotylie, Schizokotylie, Pleiokotylie und den dazu gehörenden Hemiformen werden die methodischen Schwierigkeiten der genetischen Untersuchungen deutlich. Diese sind darauf angewiesen, ein umfangreiches Material zu gruppieren und zu zählen. Ohne genaue anatomische Untersuchung ist es aber nicht möglich, bei *Delphinium ajacis* vollkommen dreistrahlich symmetrische Trikotyle von Dreikeimblättrigen zu unterscheiden, bei denen nachweisbar 2 der Keimblätter durch frühe Gabelung einer Anlage entstanden sind. Es ist daher fraglich, ob im Fall von *Delphinium ajacis* bei einer differenzierteren Gruppierung der Keimlinge in Hemitrikotyle 1.—4. Grades und vollkommen Trikotyle ein so ausgeprägter Trikotyliegipfel in der Verteilungskurve festzustellen wäre, wie STRAUB ihn bei *Petunia* gefunden hat¹.

Die Anzahl der hier untersuchten *Delphinium*-Pflanzen ist zu gering, um Zahlenangaben zu machen. Aus arbeitstechnischen Gründen ist es auch nicht möglich, die notwendige Anzahl von Pflanzen so eingehend zu analysieren, wie es für eine derart differenzierte Aufgliederung der Gruppen nötig wäre. Es ist daher wertvoll, daß auch die Untersuchung der Embryoentwicklung anomaler *Delphinium ajacis*-Exemplare ein in die gleiche Richtung weisendes Ergebnis hatte. Nur 4 von insgesamt 120 nichtdikotylen Embryonen wiesen 3 gleich große und äquidistante Kotyledonarprimordien auf, bei allen übrigen war die engere Zusammengehörigkeit von 2 untereinander gleich großen und der 3. gegenüber inserierten Keimblattanlagen deutlich erkennbar.

Die morphologisch-anatomischen und die entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse machen also wahrscheinlich, daß es sich bei der Pleiokotylie von *Delphinium ajacis* um ein kontinuierlich variierendes Merkmal handelt. Allerdings ist innerhalb der Hemiformen eine Bevorzugung der den Vollformen

¹ Was die Kontinuität der Übergangsreihen und die relative Seltenheit vollkommen dreistrahlig-symmetrischer Trikotyler anlangt, so haben GAIN (1900) und HARRIS, SINNOT, PENNYPACKER und DURHAM (1921) an pleiokotylen *Phaseolus*-Rassen und HOLTROP (1944) an einer durch wiederholte Selbstung erhaltenen *Brassica*- Sippe mit Keimblattanomalien die gleichen Feststellungen gemacht.

näherstehenden Bildungen festzustellen, was mit der reduzierten Protoxylementwicklung in den stark intermediären Keimen zusammenhängen dürfte. Der Unterschied zu dem Verhalten von *Petunia* braucht daher nicht unbedingt prinzipieller, sondern kann auch bloß gradueller Art sein.

Über die Wirkungsweise der die Manifestation des Pleiokotylie-Merkmals modifizierenden Außenfaktoren weiß man noch sehr wenig. Außer den bereits erwähnten Untersuchungen von STRAUB (1948) an *Petunia* gibt es nur gelegentliche und zum Teil widersprechende Angaben über den Einfluß der Ernährungsbedingungen. So hat LITOVCHENKO (1940) bei der Zuckerrübe die meisten Trikotylen in den größten Fruchtknäueln gefunden, und HASKELL (1954a) hat bei der Tomate eine Vermehrung des Prozentsatzes an pleiokotylen Keimen in den obersten und untersten Fruchtständen beobachtet.

Man kann annehmen, daß es, wenn auch wohl erst in letzter Instanz, stoffliche Gradienten sind, die normalerweise dafür sorgen, daß engumgrenzte und von Hemmungszonen umgebene Pole lebhafter Teilungstätigkeit entstehen. Eine vorübergehende, mehr oder weniger weitreichende Einebnung dieser Gradienten wäre also die Voraussetzung für Keimblattvermehrung und Gabelkotyledonen. Auch die Protoxylemreduktion wäre (im Bereich der Gewebedifferenzierung) eine Folge des Fehlens streng lokalisierter Wachstumspole.

Unter anderem sind wahrscheinlich auch „Wuchsstoffe“ an der Ausbildung der Gradienten beteiligt. So könnte man sich vorstellen, daß eine Über- oder Unterversorgung der noch undifferenzierten Keime mit solchen Stoffen zu einer Verzögerung der normalen Polbildung führen müßte. In zur Zeit noch nicht abgeschlossenen Versuchen wurden daher Embryonen von *Eranthis hiemalis* (*Ranunculaceae*)¹ im Stadium der Anlegung der Keimblätter vorübergehend der Einwirkung verschieden konzentrierter Lösungen synthetischer Wuchsstoffe (2,4-Dichlorphenoxyessigsäure u. a.) ausgesetzt mit dem Erfolg einer signifikanten Häufung pleiokotyler Keime (HACCIOUS 1955). Durch Temperaturbehandlung und Röntgenbestrahlungen (HACCIOUS und REINHOLZ 1953), die eventuell auf dem Umweg über den Stoffwechsel ebenfalls den Wuchsstoffhaushalt beeinflussen, konnte der gleiche Effekt erzielt werden. Die Modifikabilität der Keimblattausbildung durch Außenfaktoren und die Möglichkeit ihrer experimentellen Beeinflussung bei bestimmten Dikotylenarten ist durch diese Versuche bewiesen.

Man kann sich von den bei Dikotylen zu einer Keimblattvermehrung führenden Vorgängen folgende (die Verhältnisse stark vereinfachende) Modellvorstellung machen: Exo- oder endogen bedingte Veränderung der Wuchsstoffverteilung im noch ungegliederten Embryo führt zu einer Einebnung der normalerweise die Zweipoligkeit determinierenden Gradienten, wodurch die Voraussetzung für eine vermehrte Polbildung gegeben ist. Je nach Veranlagung und Zustand des Embryos, der von dieser Veränderung betroffen wird, kommt es zu einer absoluten, auf die gesamte Keimachse sich auswirkenden Anlagenvermehrung (Trikotylie im engeren Sinn) oder zu einer mehr oder weniger weit reichenden Gabelung eines oder beider Keimblattpole (Hemitrikotylie und Tetrakotylie).

¹ Die Versuche wurden mit *Eranthis* durchgeführt, weil deren Embryonen zur Zeit der Samenreife noch völlig undifferenziert sind, so daß sie im Verlauf ihrer Entwicklung jederzeit beliebigen Einflüssen ausgesetzt werden können.

Zusammenfassung.

Embryonen und Keimpflanzen einer hochprozentig schizo- und pleiokotylen Rasse von *Delphinium ajacis* wurden untersucht.

Bei den durch 1, 2 oder mehr Einschnitte gegliederten Kotyledonen muß man die seitlich verzweigten (= fiederteiligen) von den dichotom verzweigten (= gabelteiligen) unterscheiden.

Nur die mit Gabelkotyledonen ausgestatteten Keimlinge können als Übergangsbildungen (Hemiformen) zwischen Dikotylen, Trikotylen und Tetra-kotylen gelten.

Je nachdem, ob sich die Gabelung bereits unter Zweiteilung eines Protoxylempols im Hypokotyl vollzieht oder erst im Kotyledonarstiel bzw. in der Spreite, werden Hemitrikotyle und Hemitetra-kotyle verschiedener Grade unterschieden.

Dreistrahlig symmetrische Trikotyle mit 3 gleich großen und äquidistanten Kotyledonen und durchgehend triarcher Achse sind relativ selten.

Tetra-kotylie mit tetrarcher Keimachse kommt nicht vor, sämtliche Tetra-kotylen und Hemitetra-kotylen sind Varianten dikotyler und hemitrikotyler Formen mit mehr oder weniger weitgehender Gabelung beider Kotyledonen.

Eine über die Vierzahl hinausgehende Vermehrung der Keimblätter wurde nicht beobachtet, ebensowenig wie Trikotyle mit mehr als einem und Dikotyle mit mehr als 2 Gabelkotyledonen.

Die Embryoentwicklung der anomalen Exemplare gleicht bis zur Anlegung der Keimblätter derjenigen dikotyler Keime. Charakteristisch für *Delphinium ajacis* ist die (meines Wissens bisher nur bei einigen Papaveraceen beschriebene) extrem frühe, der Anlegung der Kotyledonen vorausseilende Aufwölbung eines vielzelligen Sproßvegetationskegels.

Die Präparation von 255 Embryonen verschiedener Altersstufen brachte eine Bestätigung der an den Keimpflanzen gewonnenen Ergebnisse. Bei der überwiegenden Mehrzahl der trikotylen Keime war die Zusammengehörigkeit zweier gleich großer und gemeinsam dem dritten opponierter Keimblattprimordien erkennbar.

Die Gabelkotyledonen der mittleren Grade zeichnen sich gegenüber den einfachen Keimblättern und den übrigen Gabelkotyledonen durch eine auffallende Unterentwicklung des Protoxylems aus.

Die morphologisch-anatomischen und die entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse machen wahrscheinlich, daß es sich bei der Pleiokotylie von *Delphinium ajacis* um ein kontinuierlich variierendes Merkmal handelt, mit einer gewissen Bevorzugung allerdings der den Vollformen näherstehenden Hemiformen mit weniger ausgeprägter Protoxylemreduktion.

Vermutungen über die Wirkungsweise der die Manifestation des Pleiokotylie-merkmals modifizierenden Außenfaktoren werden diskutiert.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft sei für die Unterstützung der vorliegenden Untersuchungen der verbindlichste Dank ausgesprochen.

Literatur.

BEXON, D.: On the anatomy of some polycotylous seedlings of *Centranthus ruber*. Ann. of Bot. 34, 81 (1920). — An anatomical study of the variation in the transition phenomena in the seedling of *Althaea rosea*. Ann. of Bot. 40, 369 (1926). — BEXON, D., and A. S. WOOD: Observations on the anatomy of some polycotylous seedlings of *Impatiens Roylei* WALP. Ann. of Bot. 44, 297 (1930). — BROZEK, A.: Inheritance in the Monkey flower. J. Hered.

17, 113 (1926). — BÜNNING, E.: Die Physiologie des Wachstums und der Bewegungen, 2. Aufl. Berlin 1953. — BUGNON, P.: L'organisation libéroligneuse des cotylédons et de l'hypocotyle expliquée par la théorie du raccord, chez la Mercuriale (*Mercurialis annua* L.). Bull. Soc. Linn. Normandie, VII. s. 5, 69 (1922). — BUGNON, P., et A. PARROT: Sur la valeur morphologique du cotylédon chez les Ombellifères monocotylédones. C. r. Acad. Sci. Paris 95, 332 (1932). — COMPTON, R. H.: An anatomical study of syncotyly and schizocotyly. Ann. of Bot. 27, 793 (1913). — DE VRIES, H.: Über tricotyle Rassen. Ber. dtsh. bot. Ges. 20, 45 (1902). — The mutation theory. London 1910. — DUCHARTRE, M. P.: Mémoire sur des embryons qui ont été décrits comme polycotylés. Ann. Sci. nat. Bot., III. s. 10, 207 (1948). — ESAU, K.: Origin and development of primary vascular tissues in seed plants. Bot. Review 9, 125 (1943). — Plant anatomy. New York u. London 1953. — GAIN, E.: Sur la tricotylie et l'anatomie des plantules de *Phaseolus tricotylé*. Rev. gén. Bot. 12, 369 (1900). — GUILLAUMIN, A.: Germinations anormales. Bull. Soc. bot. France 58, 481 (1911). — HACCIUS, B.: Untersuchungen über die Bedeutung der Distichie für das Verständnis der zerstreuten Blattstellung bei den Dikotylen. Bot. Archiv 40, 58 (1939). — Weitere Untersuchungen zum Verständnis der zerstreuten Blattstellungen bei den Dikotylen. Sitzgsber. Heidelberg. Akad. Wiss., Math.-naturwiss. Kl., 6. Abh. 1950, 289. — Über die Blattstellung einiger Hydrocharitaceen-Embryonen. Planta (Berl.) 40, 333 (1952). — Versuche zur somatischen Beeinflussung der Organbildung pflanzlicher Embryonen. Experientia 1955 (im Druck). — HACCIUS, B., u. E. REINHOLZ: Somatisch induzierte Veränderung der Keim-Blattzahl bei *Eranthis hiemalis* durch Röntgenstrahlen. Naturwiss. 40, 533 (1953). — HARRIS, J. A., E. W. SINNOTT, J. Y. PENNYPACKER and G. B. DURHAM: The vascular anatomy of dimerous and trimerous seedlings of *Phaseolus vulgaris*. Amer. J. Bot. 8, 63 (1921). — HASKELL, G.: Changes accompanying selection for pleiocotyly. Heredity (Lond.) 3, 382 (1949). — Pleiocotyly and Differentiation within Angiosperms. Phytomorph. 4, 140 (1954). — Influence of position of truss on pleiocotyly in tomato. Nature (Lond.) 173, 311 (1954a). — HEGELMAIER, F.: Vergleichende Untersuchungen über Entwicklung dikotyledoner Keime mit Berücksichtigung der pseudo-monokotyledonen. Stuttgart 1878. — HOLDEN, H. S., and D. BEXON: Observations on the anatomy of teratological seedlings. I. On the anatomy of some polycotylous seedlings of *Cheiranthus cheiri*. Ann. of Bot. 32, 513 (1918). — HOLTROP, H. E.: Tricotyledony. Nature (Lond.) 153, 13 (1944). — JUNGER, E.: Über tricotyledone Embryonen. Jber. schles. Ges. vaterl. Kultur 46, 137 (1868—1870). — JURKAT, G.: Anomalien bei *Pulsatilla*-Keimlingen. Diss. Tübingen 1953. — KÜHN, A., u. K. HENKE: Genetische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an der Mehlmotte *Ephestia Kühniella* ZELLER. I—VII. Abh. dtsh. Ges. Wiss. Göttingen, Naturwiss. Kl., N. F. 15, 74 (1929). — LENFANT, C.: Contribution à l'anatomie des Renunculacées. Le genre *Delphinium*. Mém. Soc. roy. Sci. Liège, II. s. 19 (1896). — LITOVCHENKO, A. G.: Role of tricotyledons in the socialist plant industry. C. r. (Doklady) Acad. Sci. USSR. 27, 816 (1940). Zit. nach HASKELL 1954. — LUBBOCK, J.: A contribution to our knowledge of seedlings. London 1892. — LUTZ, L.: Germinations à trois cotylédons. Bull. Soc. bot. France 58, 488 (1911). — MILLER, E. W.: On the occurrence of schizocotyly in certain Ranunculaceous seedlings. Trans. a. Proc. Bot. Soc. Edinburgh 30, 21 (1927—1931). — PARROT, A. G.: Sur la dichotomie anormale des organes foliacés. C. r. Acad. Sci. Paris 213, 737 (1941). — SOUÈGES, R.: Développement de l'embryon chez le *Papaver Rhoeas* L. Bull. Soc. bot. France 75, 452 (1928). — Développement de l'embryon chez le *Chelidonium majus* L. Ann. Sci. nat. Bot., X. s. 19, 445 (1937). — STRAUB, J.: Zur Genetik der Trikotylie. Z. Vererbgslehre 82, 331 (1948). — THISELTON-DYER, W. T.: Morphological notes. VIII. On Polycotyledony. Ann. of Bot. 16, 553 (1902). — TRONCHET, A.: La polycotylie et la schizocotylye dans la *Dimorphothea phuvialis* MOENCH. C. r. Acad. Sci. Paris 180, 1862 (1925a). — L'accélération vasculaire dans la schizocotylye. C. r. Acad. Sci. Paris 181, 73 (1925b). — Sur la réduction du nombre des convergents chez les phanérogames, ses rapports avec la polycotylie et le développement vasculaire. Rev. gén. Bot. 40, 1 (1928). — WINKLER, A.: Über die Keimblätter der deutschen Dikotylen. Verh. bot. Ver. Prov. Brdgb 16, 6, 54 (1874). — Drei Keimblätter bei dikotylen Pflanzen. Verh. bot. Ver. Prov. Brdgb 17, 81 (1875). — Über das Vorkommen verwachsener Embryonen. Verh. bot. Ver. Prov. Brdgb 24, 94 (1882). — Die Keimblätter der deutschen Dikotylen. Verh. bot. Ver. Prov. Brdgb 26, 30 (1884).

SOBELS, F. H., The effect of pretreatment with cyanide and azide on the rate of x-ray induced mutations in <i>Drosophila</i> . With 1 figure in the text	399
WULFF, H. D., Zur Zytologie von Bastarden des Typs Diploide rose \times Pentaploide caninae-Rose. Mit 6 Textabbildungen	405
ROBERTSON, F. W., and E. C. R. REEVE, Studies in quantitative inheritance. VII. Crosses between strains of different body size in <i>Drosophila melanogaster</i> . With 2 figures in the text	424
ROBERTSON, F. W., and E. C. R. REEVE, Studies in quantitative inheritance. VIII. Further analysis of heterosis in crosses between inbred lines of <i>Drosophila melanogaster</i>	439
HUBER, H., Die Eliminierung von Austauschorganen bei Oenotheren. I. Mit 10 Textabbildungen	459
LEUCHTMANN, G., Die Eliminierung von Austauschorganen bei Oenotheren. II. Mit 2 Textabbildungen.	480
HACCIUS, B., Schizokotylie und Pleiokotylie bei <i>Delphinium ajacis</i> . Mit 10 Textabbildungen	498

Hormone und ihre Wirkungsweise

5. Colloquium der Gesellschaft für Physiologische Chemie am 30. April/1. Mai 1954 in Mosbach/Baden. Mit 52 Textabbildungen. VI, 238 Seiten 8°. 1955

Steif geheftet DM 25.80

Inhaltsübersicht: Vergleichende Physiologie der Hormonwirkungen. Von G. Koller, Saarbrücken. — Die Physiologie der Hypophysenvorderlappenhormone (mit Anschluß des adrenocorticotropen Hormons). Von E. Voss, Mannheim-Waldhof. — Propriétés physiologiques et mécanisme de régulation de la sécrétion corticotrope (ACTH). Par H. Tuchmann-Duplessis, Paris. — Le mode d'action de l'insuline. Par Ch. de Duve, Louvain. — Die Wirkungsweise des Schilddrüsenhormones. Von C. Martius, Würzburg. — Über die Wirkungsweise der Steroidhormone. Von W. Dirscherl, Bonn. — Biosynthese der Steroidhormone. Von HJ. Staudinger, Mannheim. — Der Stoffwechsel von Nebennierenrinden-Hormonen und verwandten Steroiden. Von H. J. Hübener, Frankfurt a. M.

Das jährliche, unter diesem Namen bereits weitbekannte „Mosbacher Colloquium“ betraf 1954 die Hormone und deren Wirkungsmechanismus, ein Thema also, das nach wie vor eine zentrale Stellung nicht nur in der Biochemie und Physiologie, sondern auch in der Klinik einnimmt, und das in den letzten Jahren, u. a. auf Grund fortschreitender Erkenntnisse z. B. über die Proteohormone ganz neue Aspekte gewonnen hat. Die vorliegenden acht Vorträge vermitteln zusammen mit den eingehenden Diskussionen eine lebendige Vorstellung von dem augenblicklichen Stand und den neuen Entwicklungen, die sich in der Forschung anbahnen.

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Physiologische Chemie

Ein Lehr- und Handbuch für Ärzte, Biologen und Chemiker. Hervorgegangen aus dem Lehrbuch der Physiologischen Chemie von Olof Hammarsten.
In zwei Bänden.

Vor kurzem erschienen:

Zweiter Band: Der Stoffwechsel

Herausgegeben von Professor Dr. B. Flaschenträger, Alexandria, und Professor Dr. E. Lehnartz, Münster i. Westf.

Erster Teil: Bearbeitet von H. W. Berendt, F. L. Breusch, K. Felix, B. Flaschenträger, K. Hinsberg, F. Holtz, E. Jorpes, F. W. Krzywanek t, K. Lang, F. Leuthardt, C. Martius, H. Netter, E. Schütte, G. Siebert, W. Siedel, Z. Stary, H. Staudinger, G. Stoeck, E. Strack, O. Wiss, K. Zipf.

Mit 62 Textabbildungen. VI, VI, 1717 Seiten Gr.-8°. 1954.

In zwei Teilen gebunden.

Ganzleinen DM 198.—

Inhaltsübersicht: Bandteil a: D. Physiologische Chemie der Lebensvorgänge und Organe. I. Aufbereitung und Transport. 1. Die Biochemie der Verdauung. Von F. W. Krzywanek t, Berlin, und B. Flaschenträger, Alexandria. 2. Die Biochemie der Resorption (Aufsaugung). Von E. Strack, Leipzig. 3. Das Blut. a) Das Blut als Ganzes. Von K. Hinsberg, Düsseldorf. b) Das Blutplasma und Bluterum. Von K. Hinsberg, Düsseldorf. c) Die geformten Bestandteile des Blutes. Von K. Hinsberg, Düsseldorf, bearbeitet von H. W. Berendt, Mölln/Lauenburg. d) Die Blutgerinnung. Von E. Jorpes, Stockholm. e) Die Atmungsfunktion des Blutes. Von K. Felix, Frankfurt a. M. f) Das Säure-Basengleichgewicht im Blut. Von K. Felix, Frankfurt a. M. 4. Lymphe und verwandte Flüssigkeiten. Von K. Hinsberg, Düsseldorf. — II. Stoffwechsel ohne wesentliche Wärmetönung. 1. Wasserstoffwechsel. Von E. Schütte, Berlin. 2. Mineralstoffwechsel. Von E. Schütte, Berlin. 3. Knochengewebe und Verkalkung. Von F. Holtz, Halle a. S., und E. Schütte, Berlin. — III. Intermediärer Stoffwechsel. 1. Stoffwechsel der Kohlenhydrate. Von F. L. Breusch, Istanbul. 2. Stoffwechsel der Fette. Von K. Lang, Mainz. — Bandteil b: 3. Stoffwechsel der Phosphatide. Von Z. Stary, Istanbul. 4. Stoffwechsel des Cholesterins und der Steroidhormone. Von H. Staudinger und G. Stoeck, Mannheim. 5. Stoffwechsel der Eiweißstoffe und Aminosäuren. Von O. Wiss, Tübingen. 6. Der Stoffwechsel der Porphyrine. Von W. Siedel, Frankfurt a. M. 7. Der oxydative Endabbau. Von C. Martius, Würzburg. 8. Die chemischen Leistungen der morphologischen Zellelemente. Von K. Lang und G. Siebert, Mainz. 9. Die Reaktion der Zellen und Gewebe. Von H. Netter, Kiel und F. Leuthardt, Zürich. 10. Der Stoffwechsel der Purine und Pyrimidine. Von K. Zipf, München. — Namen- und Sachverzeichnis.

Zweiter Band, zweiter Teil in Vorbereitung.

Früher erschien:

Erster Band: Die Stoffe

Herausgegeben von B. Flaschenträger, Alexandria, unter Mitwirkung von E. Lehnartz, Münster i. Westf.

Bearbeitet von D. Ackermann, G. Blix, H. Brederock, P. Brigt, A. Butenandt, K. Felix, B. Flaschenträger, F. Flury t, K. Freudenberg, K. Gemeinhardt, W. Grassmann, Chr. Grundmann, F. Holtz, E. Klenk, F. Knoop t, H. Kraut, W. Kuhn, H. Müller, Th. Ploetz, F. Schneider, G. Schramm, W. Siedel, T. Thunberg, J. Trupke, R. Weidenhagen, A. Weischer, K. Zeile.

Mit 93 Textabbildungen. VIII, 1600 Seiten Gr.-8°. 1951.

Ganzleinen DM 198.—

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Diesem Heft liegen drei Prospekte des Springer-Verlages, Berlin · Göttingen · Heidelberg, bei.

Druck der Universitätsdruckerei H. Störz AG., Würzburg. — Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg.
Printed in Germany.